

SÉRIE A N° 232

N° D'ORDRE

851

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marin MOLLIARD

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

CHEF DES TRAVAUX PRATIQUES A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES CÉCIDIES FLORALES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 juin 1895, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER. *Président.*

MUNIER-CHALMAS. } *Examineurs.*

GIARD. }

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1895

SÉRIE A N° 232

N° D'ORDRE

851

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marin MOLLIARD

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

CHEF DES TRAVAUX PRATIQUES A LA SORBONNE

1^{re} **THÈSE.** — RECHERCHES SUR LES CÉCIDIES FLORALES.

2^e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 juin 1895, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER.	Président.
MUNIER-CHALMAS.	} Examinateurs.
GIARD.	

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1895

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBOUX. Géométrie supérieure.
Professeur honoraire...	PASTEUR.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	HERMITE..... Algèbre supérieure.
	TROOST..... Chimie.
	FRIEDEL..... Chimie organique.
	TISSERAND..... Astronomie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Mécanique et physique expérimentale.
Professeurs.....	PICARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ..... Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	G. BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS... Géologie.
	GIARD..... Zoologie. Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie.
	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	JOLY..... Chimie.
Professeurs adjoints....	PELLAT..... Physique.
	KOENIGS..... Cinématique.
	PAINLEVÉ..... Calcul différentiel et calcul intégral.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

A MES MAÎTRES

M. J. COSTANTIN

MAÎTRE DE CONFÉRENCES A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

ET

M. G. BONNIER

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

Hommage respectueux et témoignage de vive reconnaissance.

A MON ONCLE

M. LÉON MOLLIARD

ANCIEN PRÉFET DES ÉTUDES AU COLLÈGE SAINTE-BARBE

Hommage de profonde affection et de reconnaissance.

RECHERCHES

SUR LES

CÉCIDIES FLORALES

Par M. Marin MOLLIARD.

INTRODUCTION.

Les différents êtres, animaux et végétaux, peuvent constituer entre eux des associations qui les unissent plus ou moins étroitement. Ces associations sont ordinairement formées par les rapports qui s'établissent entre *deux* êtres de nature différente.

Si les deux êtres profitent de la vie commune, il se forme des associations dites symbiotiques. Si un seul être en tire profit, aux dépens de l'autre, ce sont des associations parasitaires ; dans ce dernier cas, le premier être est le parasite, le second est l'hôte. Lorsque l'hôte est une plante, l'association a reçu le nom de *cécidie* ; c'est à ce dernier groupe qu'appartiennent les associations parasitaires que nous avons l'intention d'étudier ; suivant que le parasite est une plante ou un animal, la cécidie prend le nom de *phytocécidie* ou de *zoocécidie*.

Très souvent, les cécidies sont accompagnées de transformations plus ou moins considérables de l'hôte, tels que des changements de forme, des phénomènes d'hypertrophie, conduisant à la formation de productions particulières qui ont reçu le nom de galles ; mais le mot de cécidie n'implique pas forcément l'existence de ces transformations.

D'ailleurs, il est très difficile de donner du mot galle une définition précise. Réaumur appelle ainsi « ces excroissances, ces tubérosités qui s'élèvent sur les différentes parties des plantes et des arbres, et qui doivent leur naissance à des insectes qui ont crû dans leur intérieur ». Ce sont là en effet les galles les plus typiques. Pour M. de Lacaze-Duthiers (1) « ce sont toutes les productions pathologiques développées sur les plantes par l'action des animaux, plus particulièrement des insectes, quels qu'en soient la forme, le volume et le siège ». Cette définition est déjà moins restreinte. Mais des galles peuvent être formées par des plantes ; une Péronosporée, le *Cystopus candidus* Lév., peut amener dans les organes des Crucifères où il se développe des hypertrophies dont l'aspect extérieur est entièrement comparable à celui des galles produites par les Insectes ; ne sont-ce pas aussi des galles que les excroissances déterminées par une Urédinée, le *Gymnosporangium clavariiforme* Rees., sur les feuilles et les jeunes rameaux de l'Aubépine ?

Il est difficile d'établir une délimitation précise entre les véritables excroissances et de légères déformations des organes. Il faut donc attacher au mot galle un sens vague ; il indique simplement que la cécidie correspondante est accompagnée d'hypertrophie ou de toute autre transformation qui la rend très apparente.

Les cécidies ont été étudiées à plusieurs points de vue.

Beaucoup de savants ne s'en sont occupés qu'en ce qui concerne le parasite ; c'est ainsi que les Champignons ou les Insectes parasites ont été décrits, classés, et que leur morphologie ou leur ontogénie ont fait l'objet de nombreuses recherches. Ces études ont été accompagnées d'une description superficielle des cécidies qu'ils déterminent, et l'on a indiqué, à propos de chaque parasite, le nom de l'hôte, ainsi que la nature générale des transformations qu'il subit. Il ne rentre pas dans le plan de ce travail de rappeler,

(1) De Lacaze-Duthiers, *Recherches pour servir à l'histoire des galles* (Ann. Sc. nat. Bot., 3^e sér., XIX, 1853, p. 273).

même en peu de mots, quels sont les progrès qui ont été accomplis dans cet ordre de recherches, grâce aux investigations de MM. Frank, Sorauer, Frauenfeld, Thomas, Löw, Massalongo, Kieffer, Rubsaamen, Schlechtendal, Nalepa, etc.

Les cécidies ont été étudiées en second lieu au point de vue des modifications apportées dans la structure des organes attaqués. C'est ainsi que M. de Lacaze-Duthiers (1), M. Prillieux (2) ont fait l'étude anatomique de galles produites par des Cynipides, M. Courchet (3) de galles produites par des Aphides ; plus récemment MM. Wakker (4) et Fentzling (5) ont étudié les modifications anatomiques que subissent les plantes attaquées par différents Champignons.

On s'est borné presque exclusivement jusqu'à présent à l'étude des cécidies qui se forment sur la racine, la tige et les feuilles ; aucun travail d'ensemble n'existe concernant les cécidies florales, c'est-à-dire celles qui se produisent aux dépens des organes floraux de l'hôte ; ce sont ces dernières sur lesquelles vont porter nos recherches.

Nous étudierons seulement les transformations morphologiques et anatomiques que subissent les organes floraux, végétatifs ou sexuels ; certains faits, parmi ceux que nous aurons l'occasion d'observer, nous renseigneront d'ailleurs sur les changements physiologiques subis par les diverses parties de la fleur.

Il existe de nombreuses observations éparses concernant ces cas de parasitisme ; nous en rappellerons plusieurs au sujet des faits que nous observerons. Nous verrons que, s'il existe quelques travaux concernant les changements de morpho-

(1) De Lacaze-Duthiers, *Loc. cit.*

(2) Prillieux, *Étude sur le développement de quelques galles* (Ann. Sc. nat. Bot., 6^e sér., III, p. 413).

(3) L. Courchet, *Étude sur les galles produites par des Aphidiens*. Montpellier, 1879.

(4) Wakker, *Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen* (Pringsheim's Bot., XXIV, 1892, p. 499).

(5) Fentzling, *Untersuch. von Verand. welche durch Rostpilze hervorgerufen werden* (Inaug. Dissert., 1892, Freiburg i. B.).

logie extérieure que subissent les organes floraux sous l'action des divers parasites, que si l'on rencontre, signalés d'une manière isolée, quelques faits concernant les modifications anatomiques qui surviennent dans les cécidies florales, aucun botaniste ne s'est occupé, même accidentellement, des transformations subies par les cellules sexuelles soumises à des actions parasitaires. Nous signalerons d'ailleurs, avant l'étude de chaque groupe de cécidies florales, les principaux travaux qui les concernent.

Nous ne voulons rappeler ici que ceux qui se rapportent à l'infertilité de l'hôte déterminée par les parasites. M. Giard a observé chez les animaux et les végétaux un grand nombre de faits consistant dans la diminution ou la suppression totale de la fécondité ; il a rangé tous ces faits sous la désignation de *castration parasitaire* (1) ; l'auteur entend par ce mot « l'ensemble des modifications produites par un parasite, animal ou végétal, sur l'appareil générateur de son hôte ou sur les parties de l'organisme en relation indirecte avec cet appareil ». MM. Roze, Magnin, Kellerman et Swingle, Vuillemin, de Lustrac ont signalé chez les végétaux plusieurs faits se rapportant à cet ordre d'idées ; nous renvoyons pour l'étude détaillée de la question au mémoire fondamental de M. Giard et à un résumé que M. C. Julin (2) a fait récemment paraître des faits connus et de leurs conséquences.

Nous aurons l'occasion, au cours de ce travail, d'étudier de nombreux cas de castration parasitaire et nous essayerons de déterminer la façon dont ils s'effectuent.

Les diverses cécidies florales que nous allons étudier seront classées d'après la nature du parasite. Notre travail se divisera par suite de la manière suivante :

(1) Giard, *Nouvelles recherches sur la castration parasitaire* (Bull. scient. N. F., XIX, p. 12).

(2) C. Julin, *La castration parasitaire et ses conséquences biologiques* (Rev. gén. des Sc., 1894, V, p. 597).

1^{re} PARTIE. — *Phytocécidies*. Nous n'étudierons que des cécidies florales produites par des Champignons (*Mycocécidies*).

Cette partie comprendra trois chapitres :

CHAPITRE I. — Cécidies florales produites par des *Péronosporées*.

CHAPITRE II. — Cécidies florales produites par des *Urédinées*.

CHAPITRE III. — Cécidies florales produites par des *Ustilaginées*.

2^e PARTIE. — *Zoocécidies*. Cette partie comprendra également trois chapitres :

CHAPITRE IV. — Cécidies florales produites par des Hémiptères (*Hémiptéroécidies*).

Les cécidies produites par des Aphides nous occuperont seules.

CHAPITRE V. — Cécidies florales produites par des Diptères (*Diptéroécidies*).

CHAPITRE VI. — Cécidies florales produites par des Acariens appartenant au groupe des Phytoptides (*Phytoptocécidies*).

Nous donnerons en quelques mots, à la fin de chaque chapitre, les caractères généraux présentés par chaque groupe de cécidies florales. Dans un *résumé général* nous grouperons les faits observés, d'après la nature même de ces faits.

Je n'ai rien de particulier à dire concernant les procédés de technique que j'ai employés ; ce sont les procédés classiques de coupe après inclusion dans la paraffine ; eux seuls pouvaient me permettre de pratiquer des coupes dans des organes souvent délicats et de leur conserver leur disposition respective ; de plus, il y avait intérêt, dans certains cas, à avoir des coupes en série. J'ai employé le seul procédé de

coloration possible dans le cas présent, la coloration sur lames.

J'ai recueilli presque tous les échantillons à Presles (Seine-et-Oise) ; à moins d'indication contraire c'est de cette localité qu'ils proviennent.

Qu'il me soit permis de remercier ici M. Giard d'avoir bien voulu me donner plusieurs exemplaires de cécidies florales qu'il a récoltées à Wimereux (Pas-de-Calais).

PREMIÈRE PARTIE

MYCOCÉCIDIES

Plusieurs traités concernant les maladies des plantes, tels que ceux de Frank (1), Sorauer (2), von Tubeuf (3), donnent un résumé des nombreux cas de fleurs infestées par des Champignons. MM. Wakker (4) et Fentzling (5) sont à peu près les seuls auteurs qui se soient occupés des caractères anatomiques spéciaux que présentent les organes attaqués par ces parasites. Le premier a étudié plusieurs Mycocécidies caulinaires et foliaires; il résulte de ses recherches que les parties attaquées gardent, d'une manière générale, les caractères des parties saines correspondantes considérées à l'état jeune; ce n'est qu'accidentellement que l'auteur s'occupe des modifications subies par certains organes floraux. M. Fentzling a étudié exclusivement les modifications subies par les organes végétatifs de plusieurs plantes attaquées par des Urédinées; il n'est pas question de la fleur dans son mémoire.

M. P. Magnus (6) a résumé dans un court article les modifications morphologiques que subissent les fleurs sous l'influence de Champignons parasites.

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, 1880.

(2) Sorauer, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 1886.

(3) H.-F. von Tubeuf, *Pflanzenkrankheiten durch Kryptogame Parasiten verursacht*, 1895.

(4) Wakker, *Loc. cit.*

(5) Fentzling, *Loc. cit.*

(6) P. Magnus, *Einfluss von Parasiten auf die Ausbildung des befallenen Pflanzentheiles* (Naturwiss. Rundschau, VI, n° 25).

CHAPITRE PREMIER

CÉCIDIES PRODUITES PAR DES PÉRONOSPORÉES.

Nous étudierons successivement les modifications produites dans l'appareil floral par l'action de plusieurs espèces du genre *Peronospora* et par celle du *Cystopus candidus*; elles sont de nature très différente.

I. Cécidies produites par des *Peronospora*.

Dipsacus pilosus L.

Attaqué par le *Peronospora violacea* Berk.

Pl. III, fig. 1 à 11.

Schröter (1) a signalé l'attaque des fleurs du *Dipsacus pilosus* par le *Peronospora violacea*; c'est auprès de Rastadt qu'en 1872 il a recueilli les échantillons dont l'étude fait l'objet de sa note. On n'a jamais signalé, que je sache, l'existence de ce *Peronospora* en France; aucune des listes que j'ai consultées n'en fait mention et je n'ai vu d'autre part dans aucun Exsiccata de spécimens provenant d'une localité française.

J'ai eu l'occasion de trouver des pieds de *Dipsacus pilosus* infestés par le même Champignon à Presles (Seine-et-Oise), dans la forêt de Carnelle. Schröter, ayant particulièrement en vue l'étude du parasite, signale rapidement les modifications de couleur présentées par les corolles, ainsi que l'infertilité des fleurs attaquées. Ce sont ces diverses modifications,

(1) Schröter, *Ueber Peronospora violacea* Berk. und einige verwandte *Peronospora*arten. Hedwigia, 1874, p. 177.

amenées par la présence du *Peronospora* dans la fleur, qui vont nous occuper.

Toutes les inflorescences d'un même pied sont attaquées en même temps, et les plantes infestées sont généralement moins grandes que les plantes saines. Une inflorescence attaquée se distingue à première vue par la couleur brune des pétales, l'absence d'étamines saillantes au dehors de la corolle, par les bractées florales plus courtes, dont l'extrémité aciculée dépasse moins longuement les pétales; ces deux derniers caractères contribuent à donner un aspect plus lourd à l'inflorescence attaquée (Pl. III, fig. 1 et 2).

1. *Calice*. — Le calice a dans les fleurs saines la forme d'une collerette assez évasée, présentant quatre lobes séparés deux à deux par une côte qui s'arrête au fond d'une petite échancrure (Pl. III, fig. 3); dans les fleurs attaquées (Pl. III, fig. 4) la collerette est moins développée et moins évasée; elle peut de plus offrir des modifications dans la forme de ses lobes, qui apparaissent dentés sur leurs bords, moins arrondis et séparés par des échancrures moins nettes, les côtes s'accroissant au contraire beaucoup; dans quelques cas, l'échancrure située dans le plan médian et contre la bractée s'exagère, le calice se fendant tout à fait en cette région et les bords des deux lobes voisins, ainsi séparés, se recouvrant l'un l'autre (Pl. III, fig. 7). Mais la modification la plus commune consiste dans l'allongement plus ou moins considérable d'un des deux lobes antérieurs ou des deux à la fois (Pl. III, fig. 5 et 6); on observe ainsi une ou deux languettes qui peuvent acquérir une longueur quadruple ou quintuple de celle des sépales normaux; elles sont étroitement appliquées contre la bractée. Cet allongement des sépales s'effectue d'ailleurs d'une manière fort irrégulière; un seul lobe du calice ou une partie de lobe peut donner naissance à une languette, mais souvent aussi les deux lobes voisins contribuent à sa formation, de façon que cette languette peut occuper la place de l'échancrure normale; qu'elle appartienne à un ou à deux lobes du calice, elle est souvent

bifide à son extrémité ; je n'ai jamais observé de pareilles modifications dans les fleurs saines. Les languettes développées sous l'action parasitaire portent des appareils conidiens et contiennent de nombreuses oospores ; c'est une exception à la règle formulée par Schröter, d'après laquelle les conidies et les oospores n'apparaissent que dans les organes de la fleur dépourvus de chlorophylle ; il existe en effet de la chlorophylle dans les sépales et souvent plus dans les languettes surajoutées que dans le calice normal ; c'est ainsi que l'épiderme ordinairement dépourvu de chlorophylle peut en acquérir dans la partie du calice qui s'est allongée.

2. *Corolle*. — La corolle saine (Pl. III, fig. 3) est formée par quatre pétales inégaux, l'antérieur sensiblement plus développé que les autres et les recouvrant dans le bouton ; cette inégalité s'atténue dans les fleurs attaquées ; la corolle de celles-ci (Pl. III, fig. 4) est moins évasée, plus régulièrement conique ; elle présente à sa surface des conidiophores peu abondants (Schröter les a signalés en très grand nombre sur ses échantillons ; nous reviendrons plus loin, à propos de l'attaque du *Knautia arvensis* par le même Champignon, sur les variations que ce dernier présente, en ce qui concerne ses appareils reproducteurs). De très nombreuses oospores se développent dans le tissu de la corolle, ainsi que dans celui des étamines et des styles, sans d'ailleurs en modifier la structure ; ces oospores, ainsi que diverses Mucédinées brunes (*Cladosporium*, *Sporodesmium*), qui se développent secondairement sur les parties attaquées, donnent à la corolle, blanche à l'état sain, une couleur différente, gris sale, puis brune et enfin presque noire.

3. *Étamines*. — Les étamines sont à l'état normal longuement saillantes au dehors de la corolle, leur filet ayant environ 4 millimètres de long sur 120 μ d'épaisseur ; dans les fleurs attaquées, la longueur du filet peut se réduire à un demi-millimètre ; par contre l'épaisseur augmente plus ou moins et peut atteindre 300 μ . Les anthères des étamines le plus profondément atteintes sont réduites de moitié en largeur ;

elles cessent d'être fixées sur le filet par le milieu de leur partie dorsale, ce filet s'insérant à la base du connectif qui en est la continuation, en un mot l'anthère de dorsifixe devient basifixe. Un simple examen par transparence permet de reconnaître que les anthères des étamines à filet le plus court ne contiennent pas de grains de pollen bien formés. On trouve du reste dans les fleurs infestées, toutes les transitions entre les étamines normalement constituées et les plus atrophiées, ces dernières étant de beaucoup les plus nombreuses. Dans une même inflorescence attaquée, on peut rencontrer des fleurs à étamines normales et d'autres à filet très raccourci, dépourvues de pollen; il est même possible qu'une même fleur présente des étamines modifiées à des degrés très différents.

Examinons comment se comportent les sacs polliniques sous l'influence du parasite. Rappelons d'abord qu'à l'état normal les sacs polliniques, à l'époque de la déhiscence, sont délimités par une assise épidermique à amidon et une assise mécanique à bandes épaissies et lignifiées; ils contiennent des grains de pollen à quatre pores, l'exine est striée normalement à sa surface; leur protoplasma dépourvu de vacuoles prend fortement les réactifs colorants; on sait qu'ils contiennent deux noyaux. Les sacs polliniques des anthères le plus profondément atteintes (Pl. III, fig. 8 et 9) offrent en coupe la forme d'un croissant, au lieu de présenter une cavité à section à peu près circulaire; cela tient à l'affaissement de la paroi externe contre le fond de la cavité. L'épiderme (*ép.*) présente des grains d'amidon un peu plus abondants qu'à l'état sain; au-dessous, on observe une assise irrégulière sans épaississements lignifiés qui ne devient pas assise mécanique; il s'ensuit l'absence de déhiscence pour les anthères. Dans la cavité réduite du sac pollinique, les grains de pollen sont remplacés par une masse homogène, formée par des cellules sans paroi, se colorant fortement par le carmin et reconnaissables seulement aux noyaux à contour vague, à chromatine diffuse, qui peuvent à leur tour

cesser d'être distincts du protoplasma; ces cellules arrêtées dans leur développement sont celles qui devaient évoluer en grains de pollen ou servir à leur nourriture. Le connectif des anthères ainsi atrophiées contient de nombreux cristaux macclés d'oxalate de chaux; il peut être envahi par le mycélium qui y développe des oospores; mais jamais ce mycélium ne pénètre dans l'intérieur des sacs polliniques; ce n'est donc pas en se nourrissant directement des cellules reproductrices que le parasite détermine l'infertilité des anthères.

De même que les étamines sont plus ou moins modifiées dans leurs caractères extérieurs, il existe aussi toutes les transitions entre les sacs polliniques profondément attaqués et les sacs normaux, ce qui revient à dire que les cellules qui doivent donner naissance aux grains de pollen sont arrêtées plus ou moins tard dans leur développement. Les grains de pollen peuvent arriver à se constituer incomplètement; certains sacs polliniques contiennent ainsi une masse de protoplasma dans laquelle se trouvent des grains de pollen réduits à une paroi qui n'est pas encore différenciée, et à l'intérieur de laquelle on ne voit plus trace de protoplasma ni de noyaux; ces grains de pollen peuvent être serrés les uns contre les autres, la masse formée par le protoplasma des cellules nourricières faisant presque complètement défaut.

On rencontre dans une région de certains sacs polliniques (Pl. III, fig. 10) des grains de pollen (*p.*) presque vides, ne contenant plus que très peu de protoplasma et un noyau pariétal, alors qu'une autre région est occupée par des cellules mères (*c. m.*) qui n'ont pas évolué; il peut y avoir ainsi une différence dans le développement des grains de pollen suivant les diverses régions d'un même sac pollinique, et plus encore suivant les différents sacs polliniques d'une même anthère; il est à remarquer cependant que les deux sacs symétriques subissent le plus souvent des modifications semblables. Très rarement, dans les anthères les plus modifiées, certains sacs polliniques ne se développent pas du tout;

on trouve à leur place un tissu homogène parenchymateux.

4. *Pistil*. — L'ovaire concrescent avec les trois verticilles externes, est ordinairement réduit dans les fleurs attaquées, ainsi que l'involucelle qui l'entoure, et l'ovule n'arrive pas à se transformer en graine. Le sac embryonnaire (Pl. III, fig. 11) perd de bonne heure son contour régulier, se vide en quelque sorte avant que la cellule mère ait eu le temps de se diviser; l'assise interne du nucelle qui borde le sac embryonnaire se différencie cependant en assise digestive du reste du nucelle, et la digestion commence alors que le sac embryonnaire est complètement vide; nous avons donc l'occasion de constater que cette digestion est parfaitement indépendante de la formation de l'embryon et de l'albumen.

Souvent aussi les huit cellules se développent dans le sac embryonnaire et les choses en restent là, l'oosphère n'étant pas fécondée et l'albumen ne se formant pas; enfin, mais beaucoup plus rarement, l'embryon et l'albumen peuvent commencer à se développer, la graine peut même acquérir sa constitution normale; nous retrouvons ici les mêmes variations dans l'époque où se produit l'arrêt de développement que celles que nous avons signalées pour les sacs polliniques. Comme pour le pollen, la stérilité du sac embryonnaire n'est pas due à l'action directe du *Peronospora*, car son mycélium ne pénètre jamais dans l'ovule.

En résumé, l'action du *Peronospora violacea* sur le *Dipsacus pilosus* amène trois modifications principales dans les fleurs :

1° *L'arrêt de développement des sacs polliniques et la transformation possible des cellules mères des grains de pollen en cellules de parenchyme;*

2° *L'arrêt de développement du sac embryonnaire;*

3° *L'allongement des sépales.*

Les deux premières modifications résultent d'une action indirecte du *Peronospora*, la troisième, au contraire, ne survient que sous l'influence directe du mycélium parasite.

Knautia arvensis Coult.; *Scabiosa columbaria* L.; et *Scabiosa Succisa* L.

Attaqués par le *Peronospora violacea* Berk.

Pl. III, fig. 12 à 20.

Schröter a également trouvé aux environs d'Heilbronn des pieds de *Knautia arvensis* attaqués par le *Peronospora violacea*; Gerhard, Cohn, Berkeley (1) avaient signalé cette attaque en Allemagne et en Angleterre; les Exsiccata de Roumeguère (2) (*Fungi Gallici exsiccati*) contiennent des échantillons provenant de Belgique; j'ai rencontré en grande abondance à Presles (Seine-et-Oise), à Perros (Côtes-du-Nord) et à Moussy (Marne), des pieds de la même Dipsacée dont les fleurs étaient infestées par le même parasite. A propos de cette attaque, Schröter dit simplement: « Pollen gelangt nicht zur Ausbildung... Eine Samenbildung ist nicht möglich »; Cohn (3): « Die befallenen Blüten verkümmern und bleiben unfruchtbar », et Magnus (4), après avoir parlé de l'action du *Cystopus candidus* sur ses hôtes, ajoute: « Keinen Einfluss zeigen hingegen viel andere in Blütenblättern vegetierende Peronosporeen, wie z. B. *P. violacea* in den Blüten von *Knautia arvensis* ». Nous allons voir pourtant que les fleurs attaquées peuvent être considérablement modifiées et qu'une partie des transformations a échappé à Schröter.

Décrivons d'abord rapidement l'aspect des inflorescences saines: les capitules que j'ai examinés peuvent appartenir à deux types; dans un premier type (Pl. III, fig. 12) la forme des fleurs du rang périphérique (Pl. III, fig. 15) diffère très sensiblement de celle des fleurs centrales (Pl. III, fig. 16); alors

(1) Berkeley, *Outl. of British Fungol.*, 1860, p. 349.

(2) Roumeguère donne comme synonyme de ce parasite *P. Knautiæ* Fekl; il n'y a aucun rapport entre les deux espèces; le *P. Knautiæ* vit sur les feuilles du *Knautia arvensis*.

(3) Cohn, *Cryptog. Flora von Schlesien*, III, 1, p. 247.

(4) Magnus, *Einfluss den die Vegetation einiger parasitischer Pilze in der Blüte der Wirtspflanze auf die Ausbildung der Blüthenheile ausübt.* (Verhandl. des Bot. Ver. der Pr. Brdgb., 1891, XXXIII).

que ces dernières ont leurs quatre pétales à peu près égaux, que leur corolle est régulière, les fleurs périphériques ont une corolle à lobes nettement inégaux, le pétale antérieur étant beaucoup plus long et plus large que les pétales latéraux et ceux-ci à leur tour plus développés que le pétale postérieur : les capitules du second type ont des fleurs beaucoup moins différentes entre elles ; toutes ont les lobes de leur corolle plus pointues que dans le premier type, les fleurs périphériques ont simplement leurs pétales un peu plus développés que celles du centre ; ceux-ci restent à peu près égaux entre eux, ne s'élargissent pas et ne s'étalent pas comme dans les fleurs du premier type ; dans les deux cas, les étamines et les styles sont longuement saillants en dehors du tube de la corolle.

Les fleurs attaquées sont modifiées à divers degrés, suivant le plus ou moins grand développement du parasite dans leurs tissus. Les inflorescences de certaines plantes attaquées, chez lesquelles on ne rencontre que difficilement quelques conidiophores, ont à peu près l'aspect normal (Pl. III, fig. 13), celui du premier ou du second type décrits ; cependant les styles seuls dépassent le niveau des corolles, les étamines sont très réduites ; leur filet est raccourci et les anthères atrophiées restent incluses dans le tube de la corolle.

Dans les capitules où le mycélium est très abondant, où les conidiophores sont très nombreux ainsi que les oospores, l'aspect n'est plus du tout le même que dans les capitules sains (Pl. III, fig. 14) ; toutes les fleurs deviennent semblables entre elles et la forme de leur corolle se rapproche de celle des corolles périphériques du premier type ; la corolle devient beaucoup plus évasée, les lobes prennent un grand développement et non seulement on ne voit plus les étamines, mais les styles aussi sont cachés par les pétales qui s'allongent beaucoup, alors que les styles gardent leur longueur ordinaire ou même se raccourcissent. Ajoutons à cela que les corolles acquièrent une couleur vineuse sale, remplaçant leur teinte rose lilas clair, indépendamment de la cou-

leur qui leur est donnée par les conidies violettes du *Peronospora*; l'aspect particulier que prennent ainsi les capitules attaqués permet de les reconnaître d'assez loin au milieu de ceux qui restent sains.

Les capitules d'une même plante sont tous attaqués ou tous sains, et les modifications qu'ils subissent sont sensiblement de la même importance, ce qui correspond à un développement à peu près uniforme du parasite. Le mycélium de ce dernier, en ce qui concerne la fleur, ne se rencontre que dans la corolle, les étamines et le style, et ce sont les seules parties de la plante où se forment les appareils reproducteurs; la remarque de Schröter, qui était légèrement inexacte à propos du *Dipsacus pilosus*, est ici tout à fait valable, à savoir que les conidiophores et les oospores n'apparaissent que dans les parties dépourvues de chlorophylle. Dans toutes les parties attaquées, et surtout les pétales, se développent diverses Mucédinées, en particulier des *Cladosporium*; c'est un exemple nouveau de *Cladosporium* végétant sur des organes déjà atteints par un autre parasite (1). Les pétales en se desséchant restent souvent adhérents à la fleur; ils sont alors complètement noirs du fait des oospores, des conidies qui sont tombées à leur surface, et des Mucédinées brunes qui apparaissent accessoirement.

Schröter a hésité un instant à faire du *Peronospora* végétant sur le *Knautia* la même espèce que le *Peronospora violacea* du *Dipsacus pilosus*; il remarque entre autres cette différence: les appareils conidiens, qu'il avait observés très communs sur les fleurs du *Dipsacus pilosus*, étaient très rares sur les inflorescences du *Knautia* qu'il avait eues à sa disposition; c'est que ces dernières correspondaient à celles que nous avons observées comme présentant un faible développement du mycélium; nous avons vu qu'il en existe d'autres où les conidiophores sont très nombreux, où ils sont même beaucoup plus fréquents que dans les inflorescences

(1) C'est ainsi que M. Prillieux a signalé un *Cladosporium* se développant dans le cœur de la Betterave attaquée par un *Phyllosticta*.

du *Dipsacus* que j'ai pu observer ; le plus ou moins de fréquence des appareils reproducteurs ne provient pas de la nature diverse de l'hôte, ni de ce qu'on a affaire à deux espèces de parasites ; car les différences que signale Schröter, par exemple entre la taille des conidies ou des oospores du *Peronospora* du *Dipsacus* et de celui du *Knautia*, existent entre des parasites recueillis sur différents individus de *Knautia*, où le nombre des conidiophores est également variable. Cette variation doit donc être attribuée à une autre cause, que je crois voir dans les conditions extérieures ; j'ai rencontré, en effet, tous les pieds portant des inflorescences peu modifiées, ayant simplement leurs étamines réduites, et chez lesquelles on trouve souvent à grand'peine quelques appareils conidiens, dans des terrains arides, sur des coteaux (Presles, Moussy) ou sur des falaises (Perros) ; j'ai cueilli, au contraire, les inflorescences très attaquées et par suite très modifiées dans une prairie artificielle relativement humide ; les pieds de *Dipsacus* infestés, qu'il m'a été donné d'examiner, et chez lesquels le parasite était bien développé, provenaient d'un bois également humide.

Examinons de plus près les modifications que subissent les diverses parties de la fleur.

1. *Pédoncule et enveloppes florales.* — Le pédoncule floral est assez souvent courbé dans le voisinage de l'inflorescence (Pl. III, fig 14).

Le calice formé de dents allongées est simplement réduit de longueur dans les fleurs attaquées ; sa base est appliquée étroitement contre la partie supérieure de l'involucelle, au lieu d'en être séparée par une partie étranglée de l'ensemble des différents verticilles soudés, qui forme une sorte de pédicelle.

Nous avons vu quelles modifications subissent les pétales ; à ces changements morphologiques ne correspondent pas de transformations anatomiques ; les cellules de la corolle sont simplement dissociées plus ou moins par le mycélium qui chemine entre elles et détermine la production de

méats ou de lacunes, dans lesquels se forment les oospores.

2. *Étamines*. — Les étamines offrent différents degrés de réduction comme chez le *Dipsacus pilosus*, mais le plus ordinairement elles sont très atrophiées; elles ont un filet de 1 millimètre à 1^{mm},5 portant une anthère mesurant à peine 1 millimètre de long sur 1/2 millimètre de large, le filet des étamines saines ayant environ 8 millimètres de long et leurs anthères 2 millimètres de long sur près de 1 millimètre de large; alors que les anthères saines sont nettement oscillantes, elles restent basifixes lorsqu'elles sont attaquées. Jamais le pollen n'arrive à son développement normal dans ces anthères atrophiées; les sacs polliniques (Pl. III, fig. 19) contiennent une masse formée par les cellules mères arrêtées dans leur évolution, et dont on reconnaît plus ou moins nettement les noyaux; cette masse est séparée de l'extérieur par l'épiderme accompagné (Pl. III, fig. 19) ou non (Pl. III, fig. 20) de une ou deux assises plus internes; ces dernières existent ou sont absentes suivant qu'elles ont eu le temps ou non de se différencier avant que se produise l'arrêt de développement. Dans quelques étamines attaquées à un stade ultérieur on rencontre des grains de pollen dont la membrane est bien différenciée, mais dont le protoplasma est absent; ce n'est que dans des cas très rares que des fleurs attaquées offrent des anthères normales déhiscentes; quelquefois une anthère présente un sac pollinique bien constitué alors que les autres sont complètement avortés; dans certaines anthères l'assise mécanique peut se différencier par places. Toutes celles qui sont modifiées contiennent de nombreux cristaux maclés d'oxalate de chaux. Jamais, comme pour le *Dipsacus pilosus*, le mycélium parasite ne pénètre à l'intérieur des sacs polliniques.

Parfois, l'un de ces sacs polliniques ne se développe pas et on trouve à sa place un tissu homogène qui peut prendre un assez grand développement; l'anthère, possédant ainsi sur l'un de ses côtés une lame pétaloïde à coloration violette souvent intense, présente un commencement de pétalodie.

3. *Pistil*. — Les carpelles attaqués sont généralement plus petits; ils contiennent de plus nombreux cristaux que les carpelles sains, surtout à la base; la chlorophylle y disparaît au contraire. L'ovule est aussi plus petit et ne remplit pas toujours toute la cavité ovarienne; le sac embryonnaire développe ses huit cellules, mais les choses en restent là, dans la règle, pour les fleurs profondément atteintes; cependant, l'oosphère peut être fécondée et l'embryon commencer son évolution; on trouve même des graines bien constituées dans des inflorescences attaquées et c'est la règle pour celles qui ne présentent pas de mycélium dans leurs fleurs. Le parasite ne se rencontre pas dans l'ovule.

En résumé, les principales modifications qui surviennent dans les fleurs du *Knautia arvensis* attaquées par le *Peronospora violacea*, sont les suivantes:

1° *Arrêt de développement des étamines*; il est remarquable que cette atrophie se produise alors que le mycélium n'existe pas dans les fleurs; il est dans ce cas très net que l'action du parasite est indirecte;

2° *Arrêt de développement des ovules* qui résulte aussi d'une action indirecte, mais qui a besoin pour se produire d'un plus grand développement du mycélium;

3° *Réaction de la corolle*, qui s'agrandit et change de forme, d'où résulte un aspect très différent pour les inflorescences attaquées; pour l'aspect extérieur, ces dernières sont aux inflorescences saines ce que les capitules doubles de Composées Radiées sont aux capitules normaux correspondants;

4° *Commencement de pétalodie des étamines*.

John Hogg (1) a signalé en 1849 l'existence d'inflorescences doubles chez le *Knautia arvensis*; d'après la description qu'il en donne, je suis porté à croire qu'il a eu entre les mains des inflorescences attaquées par le *Peronospora vio-*

(1) J. Hogg, Proceedings Linnean Soc., 18 déc. 1849.

lacea; d'autre part Gœbel (1) a observé des étamines péta-loïdes chez la même plante. Il nous semble intéressant de retrouver ces diverses modifications nettement reliées à une cause parasitaire. Un naturaliste à qui échapperait l'existence du *Peronospora* sur les fleurs transformées, et c'est peut-être le cas de J. Hogg, n'hésiterait pas à les rapporter à une variété ou même à une espèce distincte; nous avons en effet affaire à un cas très net de dimorphisme produit par l'action d'un parasite.

Contrairement à Schröter qui déclare n'avoir jamais observé le parasite sur d'autres Dipsacées, je l'ai rencontré sur le *Scabiosa columbaria* L., à Presles (Seine-et-Oise) et sur le *Scabiosa Succisa* L., à Perros (Côtes-du-Nord). Les modifications qui surviennent sont en tout point comparables à celles que subissent les fleurs du *Knautia arvensis*, et je n'insisterai pas sur des différences de détail tenant à ce que l'espèce attaquée est différente.

***Matricaria inodora* L.**

Attaqué par le *Peronospora Radii* de By.

(Planche IV).

Plusieurs auteurs ont signalé l'attaque du *Matricaria inodora* et d'autres Anthémidées par le *Peronospora Radii* et indiqué en quelques mots l'existence de modifications morphologiques dans les fleurs des capitules infestés. C'est ainsi que de Bary (2) dit : « Flores radiales parasitum alentes varie elongati, contorti et conidiis sordide violaceis conspurcati sunt », et Cohn (3) : « Die befallene Scheibenblüthen verkümmern rasch und bleiben unfruchtbar, die Strahlblüthen werden verlangert, verkrümmnt u. s. w... ».

Le *Peronospora Radii* a été signalé aux environs de Paris par M. Cornu et par M. Mangin. Je l'ai trouvé en abondance

(1) Gœbel, *Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen* (Pringsh. Jahrb., XVII, 1849).

(2) De Bary, *Sur le développement de quelques Champignons parasites* (Ann. Sc. nat. Bot., 4, XX, p. 48 et 121).

(3) Cohn, *Cryptog. Fl. von Schlesien*, III, 1, p. 248.

à Saint-Martin-du-Tertre (S.-et-O.), dans les champs en friche qui se trouvent sur le côté ouest du château.

1° *Changements produits dans la morphologie extérieure.*

— Les plantes attaquées deviennent ordinairement naines, rabougries, les feuilles sont plus petites, les entre-nœuds très courts. Le pédoncule floral raccourci offre des côtes beaucoup moins accentuées, il est souvent fortement tordu, au point de présenter une véritable boucle (Pl. IV, fig. 3, 4, 5), et cette torsion s'opère toujours de façon que la concavité de la courbure se trouve du côté où existe une plage noire, desséchée du pédoncule, ressemblant à une cicatrice survenue à la suite d'une meurtrissure; nous verrons plus loin qu'il y a connexion entre les deux faits.

1. *Capitules.* — Il arrive assez fréquemment que plusieurs capitules prennent naissance au même point et cela peut se produire de deux façons : ou bien (Pl. IV, fig. 7) les pédoncules floraux sont concrets et leurs capitules se développent à la même hauteur; ou bien un capitule primitivement simple, porté par un pédoncule unique, est comme dissocié en 2, 3, 4 petits capitules accolés les uns contre les autres (Pl. IV, fig. 6); enfin les deux modes peuvent se combiner et on peut avoir ainsi une masse de 7 ou 8 capitules terminant des pédoncules floraux soudés; la concretion des pédoncules et la division des capitules en plusieurs parties sont probablement dues à ce que le mycélium du *Peronospora* amène des perturbations dans la division des cellules initiales.

Un capitule sain (Pl. IV, fig. 1) offre des fleurs périphériques à ligules bien planes, et des fleurs tubuleuses dont l'ensemble est très bombé. Dans les capitules attaqués (Pl. IV, fig. 2 à 5) les fleurs périphériques ont des ligules de formes variées, ne s'étalant pas, enchevêtrées les unes dans les autres et cachant plus ou moins le centre des capitules qui sont ordinairement plus petits; les fleurs ligulées sont très différemment développées dans une même inflorescence,

les ligules pouvant dépasser à peine les bractées ou avoir la même longueur que les saines ; l'ensemble des fleurs tubuleuses présente dans les capitules attaqués une surface moins convexe, souvent plane ou même concave.

Il existe un grand désordre dans la floraison des fleurs tubuleuses ; au lieu de s'épanouir régulièrement de la périphérie vers le centre, certaines s'épanouissent au milieu d'autres qui sont arrêtées dans leur développement ; cela correspond à une attaque irrégulière des fleurs par le Champignon ; certaines peuvent être complètement saines à côté d'autres profondément attaquées. On peut trouver les fleurs ligulées disposées sur plus d'un rang, ou en observer au centre du capitule, mêlées aux fleurs tubuleuses ; cela provient de ce que certaines fleurs tubuleuses se transforment en fleurs ligulées.

Toutes les fleurs attaquées se dessèchent sur place sans se détacher du capitule ; c'est un fait qu'on a déjà constaté dans l'attaque des *Knautia*, *Scabiosa*, *Dipsacus* par des *Pero-nospora* et qui se retrouve dans l'attaque des feuilles par différents Champignons ; les fleurs en se flétrissant constituent un milieu favorable au développement de diverses Mucédinées (*Cladosporium*...) qui contribuent à donner aux ligules attaquées une couleur foncée.

Les bractées des capitules sont sensiblement plus étroites et d'un vert plus foncé ; elles sont moins exactement appliquées les unes contre les autres.

Étudions successivement les modifications que subissent les fleurs ligulées et les fleurs tubuleuses.

2. *Fleurs ligulées*. — Leur ligule n'est jamais bien plane et on peut trouver toutes les transitions entre des ligules à peine concaves vers la face supérieure et d'autres enroulées en une sorte de tuyau (Pl. IV, fig. 9), leurs deux bords se recouvrant. La base des ligules est ordinairement verte et non d'un blanc pur comme dans les corolles saines. La nervation est modifiée ; les corolles saines présentent quatre nervures longitudinales, chacune se reliant à la voisine vers

l'extrémité de la ligule par une partie arquée; à ces nervures normales se surajoutent dans les ligules attaquées des nervures accessoires plus ou moins nombreuses (Pl. IV, fig. 8), qui sont de simples ramifications des premières, mais qui sont dans quelques cas tellement développées qu'elles cachent complètement le plan primitif de nervation. Celui-ci montre que la ligule est constituée par trois pétales, les deux autres ayant avorté; pour plus de facilité désignons ces trois pétales par des numéros, soit I le pétale médian, II le pétale de gauche, III celui de droite, la ligule étant supposée être vue par sa face supérieure. Le pétale IV à gauche de II et le pétale V à droite de III sont atrophiés. La ligule normale peut avoir pour formule (II, I, III), la parenthèse indiquant que les trois pétales sont soudés.

On rencontre deux sortes de modifications dans les ligules :

a. Les ligules continuant à être constituées par les seuls pétales I, II, III, il peut se produire des arrangements particuliers de ces pétales; ils s'échancrent plus ou moins et s'individualisent par conséquent, et on peut avoir deux ligules constituées l'une par l'ensemble des pétales I et II, l'autre par le pétale III complètement séparé des deux autres; la corolle prend pour formule (II, I) + III; on rencontre aussi des corolles de formule II + I + III, c'est-à-dire dans lesquelles les trois pétales constituant la ligule sont parfaitement distincts l'un de l'autre.

b. Les fleurs ligulées tendent parfois à se transformer en des fleurs à cinq pétales, à se rapprocher par suite du type régulier des fleurs tubuleuses; mais ces transformations n'intéressent que les pétales, jamais par exemple il n'apparaît d'étamines dans les fleurs périphériques. C'est la nervation de la corolle et dans certains cas l'apparition vers l'extrémité des pétales de poches sécrétrices et de taches jaunes correspondantes, analogues à celles qui existent normalement dans les fleurs tubuleuses, qui permettent de suivre la série de ces transformations. La ligule restant normale, il peut apparaître soit à gauche, soit à droite de l'échancrure

de la corolle un des deux pétales manquants; des corolles ont par exemple la formule II, I, III + V; les deux pétales IV et V peuvent se développer simultanément et on a une fleur pouvant être représentée par IV + II, I, III + V (Pl. IV, fig. 13; il est d'ailleurs très rare que les deux pétales IV et V soient aussi développés que les autres et ils n'apparaissent le plus souvent qu'à l'état d'ébauche de chaque côté de l'échancreure.

Enfin les deux modes *a* et *b* de transformations peuvent se combiner, et les pétales IV et V apparaître en même temps que la ligule normale se dissocie; on a dans ce cas des corolles dont la constitution est par exemple II, I + III + V.

Il n'est pas rare que le nombre des styles augmente dans les fleurs ligulées; à côté du style normal, bitide, à deux stigmates, il peut y avoir un style supplémentaire à un seul stigmate ou bien il existe en tout trois styles simples à un stigmate, le style normal s'étant dissocié. Ces styles se transforment très souvent en lanières dont la structure et la couleur sont les mêmes que celles de la ligule (Pl. IV, fig. 10 à 13; dans l'état de moindre transformation le stigmate est élargi et aplati et les papilles stigmatiques latérales disparaissent d'un côté; la petite feuille se formant ainsi a un bord concave, quasi semi-circulaire, celui où les papilles stigmatiques existent encore, et l'autre convexe qui s'est développé davantage (Pl. IV, fig. 12); cette feuille devient régulière lorsque les papilles disparaissent également des deux côtés; les deux stigmates d'un même style se transforment indépendamment l'un de l'autre, et souvent l'un est complètement foliacé alors que le second reste normal; lorsqu'il se développe un troisième stigmate, il est toujours plus transformé que les autres (Pl. IV, fig. 11). Les lames pétaloïdes qui remplacent ainsi les styles peuvent s'allonger beaucoup en dehors du tube de la corolle et avoir en longueur les trois quarts de la ligule. Les carpelles, pas plus que ceux des fleurs tubuleuses, ne contiennent jamais de graines à leur intérieur.

3. *Fleurs tubuleuses*. — Les fleurs tubuleuses des capitules attaqués sont verdâtres et non pas d'un jaune bien franc ; elles sont très souvent desséchées de bonne heure, sauf quelques-unes qui peuvent être alors plus grandes que les fleurs saines ; celles qui se dessèchent présentent toutes les tailles et tous les degrés possibles de développement, leur attaque étant très irrégulière ; parmi celles qui sont arrêtées le plus tard dans leur développement, la plupart présentent des carpelles de taille normale, surmontés par des corolles très petites, à orifice plus étroit que la base ; la corolle est d'ailleurs toujours moins évasée que dans les fleurs saines ; le nombre de ses pétales peut varier, elle est assez souvent formée de 4, 6 ou même 7 pétales ; on peut aussi trouver des fleurs soudées de telle façon que les deux corolles n'en forment qu'une à 10 ou 12 dents. Les étamines sont plus ou moins atrophiées et leurs sacs polliniques contiennent des grains de pollen normalement constitués ou mal développés ; le plus ordinairement les 5 étamines existent ; il peut cependant arriver que certaines fassent défaut.

Nous avons dit qu'on rencontre parfois des ligules blanches au milieu des fleurs tubuleuses ; ces dernières peuvent, en effet, se transformer en fleurs ligulées, en présentant toutes les transitions possibles entre les deux types normaux.

Certaines fleurs tubuleuses s'agrandissent sans prendre d'autre caractère extérieur particulier qu'une coloration plus verte ; d'autres qui se sont ainsi allongées acquièrent une corolle à symétrie bilatérale par une légère courbure vers l'extérieur sans que les dents de la corolle cessent d'être sensiblement différentes les unes des autres ; puis tous les pétales s'allongent en prenant l'aspect de ceux qui constituent les ligules normales (Pl. IV, fig. 14) ; ils deviennent blancs et perdent leurs poches sécrétrices ; les pétales que nous avons désignés par IV et V s'atrophient et on arrive à la ligule ordinaire. Mais, en général, on a dans ces transfor-

mations des corolles assez irrégulières et cela pour deux raisons, d'abord la fente de la fleur ligulée ne se forme pas toujours dans le plan de symétrie entre les pétales IV et V, de plus les pétales sont développés très différemment et souvent aussi se divisent en plusieurs lobes. Ces fleurs ligulées, provenant de la transformation de fleurs tubuleuses, peuvent être représentées par des formules telles que (IV, II, I) + (III, V); IV + II + I + III; (IV, II, I, III) + V; (II, I) + III, etc...

Les étamines disparaissent dans les fleurs ainsi transformées; quelquefois il en existe encore une ou deux.

La plupart des modifications morphologiques que nous venons de signaler, telles que la transformation des fleurs ligulées, celle des fleurs tubuleuses en fleurs ligulées, la pétalodie des styles, se retrouvent sans aucune différence chez les Composées Radiées obtenues doubles par des artifices de culture, et en particulier chez les Chrysanthèmes doubles du Japon; il est assez intéressant de constater qu'un parasite tel qu'un *Peronospora* peut produire des effets absolument identiques à ceux qu'on observe du fait d'un changement survenu dans les conditions de nutrition et de milieu de la plante, ce qui amène à penser que les deux causes sont au fond les mêmes, que le *Peronospora*, comme les pratiques horticolas, agit en produisant une perturbation dans les fonctions nutritives de l'hôte.

2° *Changements produits dans la structure anatomique.* — Étudions maintenant les transformations que subissent les tissus des différentes parties attaquées.

1. *Pédoncule floral.* — Il présente à l'état sain des côtes très accentuées formées de collenchyme; en face de chacune de ces côtes se trouve un faisceau libéro-ligneux bordé en dedans et en dehors par une zone de sclérenchyme; entre eux sont situés des faisceaux plus petits; des canaux sécréteurs endodermiques se rencontrent à gauche et à droite des faisceaux.

Dans le pédoncule attaqué (Pl. IV, fig. 21), qui est en gé-

néral plus gros, les côtes sont fort peu accentuées, et le collenchyme est très faiblement développé ou même nul le plus souvent ; le sclérenchyme des faisceaux est beaucoup moins lignifié. Il se produit en certaines régions de l'écorce une assise phellogène ; les tissus, qui se trouvent en dehors de celui auquel donne naissance cette assise (*l.*), se dessèchent et s'exfolient par lambeaux ; c'est ainsi qu'il se forme des plages noires sur le pédoncule, et c'est à la rétraction de ces tissus par la dessiccation qu'il faut rapporter la torsion du pédoncule qui se produit, nous l'avons vu, du côté de la région où s'opère cette dessiccation, ou bien du côté où elle est le plus intense, s'il existe plusieurs de ces régions au même niveau. Quant à l'assise corticale qui devient phellogène, elle est variable, pouvant être endodermique et exfoliant ainsi toute l'écorce avec ses canaux sécréteurs, ou bien plus externe ; elle peut même varier de profondeur pour une même plage. Elle se produit sous l'influence du mycélium parasite ; ce dernier parcourt l'écorce et peut déterminer la mort des cellules dans les régions les plus attaquées ; la plante réagit, et c'est alors qu'il se forme une assise phellogène qui isole à l'extérieur la région malade ; le tissu secondaire ainsi formé peut d'ailleurs être attaqué à son tour pendant qu'il se forme, le parasite déterminant ainsi la formation de nouvelles cellules qui ne servent qu'à sa nourriture.

2. *Fleurs ligulées.* — Le mycélium est très abondant dans les ligules, dont il détermine un grand épaississement par l'hypertrophie et la dissociation des cellules ; il chemine entre les cellules qu'il sépare par de grands méats et envoie dans les cellules des ramifications par lesquelles il se nourrit aux dépens de leur protoplasma ; on voit quelquefois (Pl. IV, fig. 15) ces suçoirs entourer étroitement le noyau de la cellule attaquée. Le mycélium peut pénétrer entre deux cellules épidermiques et les écarter d'une distance qui égale leur largeur ; la cuticule ne s'interrompt pas au niveau du mycélium et recouvre ce dernier en formant en quelque

sorte un pont entre les cellules écartées ; le mycélium continuant à se développer vient se loger entre la cuticule et la partie cellulosique d'une cellule épidermique, et c'est de là que se dressent les conidiophores (Pl. IV, fig. 16). — Les noyaux sont, comme les cellules elles-mêmes, hypertrophiés (leur diamètre est environ de 10 μ au lieu de $\frac{1}{4}$ μ), leur chromatine devient diffuse, et souvent à l'intérieur de la membrane nucléaire on rencontre deux ou plusieurs sphères (jusqu'à 6) présentant le même aspect que le noyau malade restant homogène (Pl. IV, fig. 16 à 19); il semble que la chromatine se répartisse dans ce cas à l'intérieur du noyau sur deux ou plusieurs nucléoles; nous n'avons d'ailleurs pas l'intention, en parlant de ces transformations nucléaires, d'en tirer aucune conclusion précise; nous signalons simplement en passant des faits dont la signification immédiate nous échappe, mais qui du moins montrent que la vie de la cellule est profondément modifiée par la présence du *Peronospora*.

3. *Fleurs tubuleuses*. — Nous avons vu que beaucoup de fleurs tubuleuses sont arrêtées dans leur développement et se dessèchent; elles ne subissent d'ailleurs avant cette dessiccation aucune modification de leurs tissus, et je n'ai jamais observé la pénétration du mycélium dans ces fleurs; il semble donc bien que ce soit simplement par un manque de nutrition que se produise leur arrêt de développement. C'est au contraire dans les fleurs qui s'épanouissent le mieux que le mycélium est le plus abondant, et ce n'est guère que dans celles qui se transforment plus ou moins complètement en fleurs ligulées qu'apparaissent les conidiophores. Le parenchyme de la corolle est dissocié par le mycélium, comme celui des fleurs ligulées; les assises sont parfois en plus grand nombre que dans les corolles saines, ce qui donne une plus grande épaisseur aux pétales, épaisseur qui est encore accrue par le fait de l'hypertrophie que subit chacune des cellules. Cette dissociation et cette hypertrophie des cellules se retrouvent dans les styles des deux sortes de fleurs.

Quant aux étamines, elles sont le plus souvent bien développées et leur pollen paraît normalement constitué; mais elles peuvent aussi présenter des sacs polliniques atrophiés, contenant des grains de pollen qui ne sont pas arrivés à leur complet développement; dans une même anthère, il n'est pas rare d'observer des sacs polliniques profondément altérés à côté d'autres qui restent normaux; en tout cas l'atrophie des anthères est ici beaucoup moins régulière que dans le *Knautia arvensis* et le *Dipsacus pilosus*, attaqués par le *Peronospora violacea*; la figure 20 de la planche IV représente deux sacs polliniques voisins, dont l'un contient des grains de pollen (μ .) presque complètement bien constitués, entourés encore par l'assise nourricière, et dont l'autre est occupé par une masse homogène, semblant formée aux dépens des cellules nourricières, au milieu de laquelle sont les enveloppes de grains de pollen presque vides de protoplasma; dans l'une d'elles cependant, on voit encore un peu de protoplasma avec son noyau. Le mycélium ne pénètre pas dans ces sacs polliniques.

Le plus généralement l'ovule se dessèche de bonne heure dans la cavité ovarienne, sans que le mycélium du parasite pénètre en lui; les carpelles s'accroissent malgré cette atrophie, de même que la corolle, alors que les étamines sont arrêtées dans leur développement. Dans quelques cas l'ovule peut être fécondé et l'embryon évoluer plus ou moins; mais je n'ai jamais rencontré dans les très nombreux échantillons que j'ai examinés de graine parfaitement constituée.

En résumé, les modifications que produit l'action du *Peronospora Radii* sur l'appareil floral du *Matricaria inodora* peuvent se rapporter à trois groupes :

I. Certaines modifications peuvent être considérées comme le résultat d'actions mécaniques exercées par le mycélium sur les cellules en voie de division; telles sont les *coalescences*, soit des pédoncules floraux, soit des fleurs tubuleuses.

II. La *torsion des pédoncules floraux* résulte d'un tissu secondaire formé par la plante, qui réagit contre le mycélium.

III. Les autres modifications sont le résultat d'un changement amené dans la nutrition; nous voulons parler :

1° De l'*atrophie des organes sexuels*, ovules et sacs polliniques, de celle des fleurs tubuleuses;

2° De la *transformation des fleurs ligulées en fleurs tubuleuses* et de la transformation inverse, de la *pétalodie du pistil*; toutes se retrouvent absolument identiques dans des plantes du même groupe soumises à des pratiques horticoles.

Papaver Rhæas L.; P. Argemone L.; et P. dubium L.

Attaqués par le *Peronospora arborescens* Fuckel.

Le *Peronospora arborescens* a été signalé par plusieurs auteurs, entre autres Frank (1), sur différentes espèces du genre *Papaver*. Il se développe au printemps sur les jeunes pousses, à la face inférieure des feuilles radicales, et rend en général stériles les touffes atteintes, comme le *Peronospora leptosperma* de By frappe de stérilité les pieds de *Tanacetum vulgare*; les fleurs n'apparaissent ordinairement pas du tout; cependant on peut rencontrer sur les plantes attaquées des boutons dans lesquels le parasite apparaît également, qui deviennent plus ou moins gros, mais que je n'ai jamais vus s'épanouir; ils sont portés par des pédoncules très courts.

Les sépales et les pétales conservent leur structure ordinaire; les premiers sont moins verts qu'à l'état sain, comme il arrive pour les feuilles; leur épiderme a une cuticule beaucoup moins épaisse; les tissus sont dissociés fortement par le parasite et les oospores apparaissent surtout en dessous de l'épiderme interne, qui est souvent comme exfolié par plages, et en particulier dans les chambres sous-stomatiques.

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, p. 413.

Les pétales se dessèchent ordinairement avant que les oospores aient eu le temps de se former dans leurs tissus. Les filets des étamines peuvent être deux fois plus épais, non pas que les cellules soient plus nombreuses ni qu'elles acquièrent de plus grandes dimensions, mais parce que le parenchyme est très dissocié par le mycélium, surtout dans le *P. Argemone*; le connectif subit la même modification; le parasite, comme dans les cas précédemment étudiés, ne pénètre pas dans les sacs polliniques; ceux-ci sont arrêtés plus ou moins tôt dans leur évolution, et nous retrouvons les mêmes variations que plus haut; nous n'y insistons pas.

Un fait seulement est intéressant à noter : c'est que si les grains de pollen arrivent à se constituer avec leur membrane différenciée, mais avec une réduction du protoplasma et une dégénérescence du noyau, ils offrent en tout point le même aspect, les mêmes modifications de forme et de contenu que certains grains de pollen qu'on rencontre dans les sacs polliniques sains où ils n'ont pu arriver à leur constitution définitive et ont servi de nourriture aux autres. Cette identité dans l'effet nous porte à supposer que la cause est au fond la même; ce doit être dans les deux cas à un détournement de matériaux nutritifs qu'est dû l'arrêt de développement.

Le placenta et les ovules sont le plus souvent envahis par le mycélium avant même que les téguments soient formés et le sac embryonnaire constitué. Ils se dessèchent en même temps que le reste de la fleur, sans se développer davantage.

Ranunculus bulbosus L.

Attaqué par le *Peronospora Ficariæ Tul.*

L'action du *Peronospora Ficariæ* sur différentes Renonculles, et en particulier sur le *R. bulbosus*, est très comparable à celle du *P. arborescens* sur les Coquelicots et les Pavots; ordinairement sans fleurs, les pieds attaqués peuvent donner naissance à des boutons qui ne s'épanouissent pas ou fort

mal ; pétales, étamines, carpelles se dessèchent assez vite ; les sacs polliniques offrent encore tous les degrés de réduction des grains de pollen. Nous pouvons faire ici la même remarque que dans le cas précédent en ce qui concerne cette atrophie. Les carpelles se dessèchent d'abord dans leurs parties latérales peu épaisses, et on ne trouve le plus souvent dans leur cavité qu'un rudiment d'ovule qui subit de bonne heure la même dessiccation.

Ces fleurs de *Papaver* ou de *Ranunculus* qui n'éclosent pas par le fait du *Peronospora*, rappellent par leurs modifications les fleurs qui avortent dans certaines inflorescences ; c'est ainsi que des fleurs s'arrêtent quelquefois dans leur développement chez le *Pelargonium zonale*, apparemment au profit des autres ; chez des pieds de *Viola tricolor*, maintenus à l'ombre, j'ai observé que toutes les fleurs avortaient ; dans les deux cas on observe une même dessiccation des différents cycles et la même atrophie dans les organes sexuels que dans les cas précédents de parasitisme.

RÉSUMÉ RELATIF AUX PERONOSPORA.

En résumé, on peut classer de la façon suivante, d'après l'action qu'elles exercent sur les fleurs de leurs hôtes, les différentes espèces du genre *Peronospora* que nous avons observées :

Premier groupe. — *Peronospora* développant normalement leurs appareils reproducteurs dans l'appareil végétatif et l'appareil floral de l'hôte ; les fleurs n'offrent aucune modification et remplissent leur rôle reproducteur.

Le *P. calotheca* de *By* est le seul *Peronospora* appartenant à ce groupe que j'aie eu l'occasion d'observer. Je l'ai rencontré sur le *Sherardia arvensis* L., où il produisait simplement une réduction dans les dimensions de la tige et des feuilles, qui étaient plus pauvres en chlorophylle.

Deuxième groupe. — *Peronospora* formant leurs conidies et leurs oospores dans l'appareil végétatif de leur hôte,

empêchant ordinairement tout développement de l'appareil floral, qui est attaqué aussi lorsqu'il se forme, et se flétrit toujours avant de s'épanouir.

Cette catégorie comprend le *P. arborescens* et le *P. Ficaræ*.

On peut aussi y faire rentrer le *P. Dipsaci Tul.* qui se développe sur l'appareil végétatif du *Dipsacus silvestris L.*, dont il empêche ordinairement les fleurs de s'épanouir.

Troisième groupe. — *Peronospora* développant leurs appareils reproducteurs exclusivement dans les fleurs de leurs hôtes; ces fleurs offrent dans leur partie végétative une réaction très nette et présentent au contraire une atrophie de leurs organes sexuels.

A ce groupe appartiennent les *P. violacea* et *P. Radii*.

Remarque. — Dans les associations parasitaires du deuxième groupe toutes les parties florales sont tuées purement et simplement. Dans celles du troisième groupe, les éléments sexuels peuvent l'être aussi, mais le calice ou la corolle réagit sous l'excitation du *Peronospora*; nous sommes en présence de cécidies, d'après la définition que nous avons admise de ce mot; mais alors que dans beaucoup de cécidies on observe des modifications considérables de tissus, conduisant, par exemple, à des hypertrophies, il ne se produit ici aucun changement appréciable dans l'anatomie de l'organe réagissant, qui est modifié dans sa forme seule.

II. Cécidies produites par le *Cystopus candidus* Lév.

Plusieurs auteurs ont signalé l'attaque par le *Cystopus candidus* d'assez nombreuses espèces de Crucifères; tels sont Frank (1), Sorauer (2), qui n'ont étudié cette attaque qu'au point de vue du parasite ou des transformations de grosse morphologie qu'il entraîne dans les organes de l'hôte.

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, 1880, p. 414.

(2) Sorauer, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 1886.

Wakker (1), dans une étude d'anatomie pathologique, s'occupe des modifications introduites par cette Péronosporée dans les tissus du *Brassica nigra*, du *Capsella Bursa-pastoris*, du *Senebiera Coronopus*, de plusieurs *Sisymbrium*, du *Thlaspi arvense*, mais il insiste surtout sur ce qui concerne la tige ; il signale en quelques lignes, pour ce qui regarde la fleur, le grand développement de la chlorophylle, la présence de faisceaux accessoires, en particulier dans les étamines, et l'existence de formations secondaires dans le cylindre central du filet.

Peglion (2) a fait aussi paraître récemment une étude comparée de la tige et de la silique saines et envahies par le *Cystopus candidus* chez le *Raphanus Raphanistrum*. On verra que plusieurs modifications intéressantes ont échappé à ces auteurs.

Nous étudierons les transformations qui apparaissent sous l'influence du *Cystopus candidus* dans les organes floraux du *Sinapis arvensis* et du *Capsella Bursa-pastoris*.

Sinapis arvensis L.

Attaqué par le *Cystopus candidus* Lév.

(Planche V).

Les pieds attaqués ont leurs axes floraux, leurs pédoncules et leurs fleurs hypertrophiés ; ces dernières sont de trois sortes.

Certaines sont attaquées isolément, sans même que l'axe semble altéré à leur niveau (Pl. V, fig. 2) ; leurs parties sont alors très inégalement altérées ; en général un sépale (*s*) est surtout très hypertrophié, pouvant atteindre jusqu'à 3 centimètres de long, alors que les autres (*s'*) restent normaux, ou sont au contraire réduits ; les pétales sont plus ou moins transformés, et indépendamment les uns des autres ;

(1) Wakker, *Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen* (Pr. Bot., XXIV, 1892, p. 499-549).

(2) Peglion, *Studio anatomico di alcune ipertrofie indotte dal Cyst. cand.* (Riv. pat. veg., vol. I, 1892, p. 265-85).

certaines peuvent conserver leur aspect et leur coloration ordinaires ; les étamines ont leur filet renflé, conique, les anthères sont atrophiées ; la silique peut se développer beaucoup et avoir 5 à 6 centimètres de long.

Dans d'autres cas l'axe floral attaqué et hypertrophié porte, dans la région envahie, des fleurs qui sont toutes hypertrophiées, et cette fois très régulièrement ; les différents organes floraux de chaque cycle offrent le même aspect et les mêmes modifications morphologiques ; jamais ils n'atteignent les dimensions qu'on leur observe à l'état hypertrophié dans les fleurs de la première catégorie ; les anthères ne sont pas atrophiées, mais offrent des phénomènes de virescence.

Enfin on peut rencontrer des fleurs dans toutes les parties desquelles le parasite provoque un arrêt de développement au lieu de produire une hypertrophie (Pl. V, fig. 11, F'') ; ces dernières sont toujours portées par un pédoncule très fortement attaqué.

On peut s'expliquer l'existence de ces trois catégories de fleurs de la manière suivante :

Celles de la première catégorie doivent être infestées directement par une ou plusieurs conidies, alors qu'elles sont à l'état de bouton ; c'est naturellement sur un sépale que germe la conidie ; ce sépale envahi va présenter une hypertrophie considérable et le parasite envahit plus ou moins les parties voisines ; les étamines étant différenciées au moment où le mycélium pénètre en elles, leurs anthères ne peuvent présenter de phénomènes de virescence qui constituent une différenciation dans un autre sens. Cette explication hypothétique prend beaucoup de force, appuyée par ce fait que l'axe floral ne présente pas trace de mycélium au-dessus ni au-dessous du pédoncule floral portant une fleur de cette catégorie.

Les fleurs de la deuxième catégorie sont envahies très jeunes par le mycélium provenant de l'axe floral attaqué et pénétrant régulièrement dans tous les organes ; il en

résulte une grande régularité dans les transformations.

Dans les fleurs appartenant à la première catégorie, nous avons signalé l'atrophie possible de sépales et surtout d'étamines ; le mycélium peut, tout en ne pénétrant pas dans certains organes, détourner le courant de matières alimentaires qui y arrivent normalement ; d'où, non seulement absence d'hypertrophie, mais au contraire atrophie de ces organes ; les choses peuvent se passer de même entre l'axe floral et les fleurs qu'il porte ; si cet axe est envahi trop énergiquement, la circulation ne se fait plus jusqu'à la fleur et, alors même que le parasite pénètre dans cette dernière, il n'y peut produire d'hypertrophie, faute de matériaux nutritifs ; nous avons à faire dans ce cas à des fleurs de la troisième catégorie.

Les fleurs hypertrophiées se distinguent très nettement des autres, sans parler de leurs modifications morphologiques, par leur odeur et leur couleur. Si on les froisse entre les doigts, si même on les sent à l'état naturel, on perçoit une odeur de sulfure d'allyle très intense dans le premier cas, encore très nette dans le second, alors qu'elle est à peine sensible dans les fleurs saines ; nous verrons à quelle modification histologique correspond ce caractère dont aucun auteur ne fait mention. — Tous les organes attaqués ont une coloration verte masquée plus ou moins par les conidies blanches du *Cystopus* ; cette coloration peut aussi faire place à une coloration pourpre apparaissant par places, d'abord aux nervures, et s'étendant quelquefois à toute la surface de l'organe, surtout dans les sépales et les pétales. La couleur pourpre qui semble à l'œil bien continue est en réalité déterminée par le suc cellulaire de certaines cellules sous-épidermiques isolées les unes des autres, mais suffisamment rapprochées pour que leur réunion donne l'illusion d'une teinte plate. Massalongo (1) a fait mention d'un cas semblable de coloration dans les fleurs de l'*Amaranthus retroflexus* sous l'action du *Cystopus Bliti*.

(1) Massalongo, Nuovo Giorn. bot. ital., 1891.

Passons à l'étude des modifications morphologiques et anatomiques introduites dans les divers organes floraux.

1° *Changements produits dans la morphologie extérieure.* — Étudions d'abord les transformations que subissent les organes hypertrophiés.

1. *Sépales.* — Sous l'influence du parasite, les sépales prennent un grand développement en surface et en épaisseur; leur largeur augmente relativement plus que leur longueur; ils deviennent le plus souvent assez fortement concaves du côté de leur face interne; il n'est pas rare de remarquer à leur base une série d'appendices (Pl. V, fig. 3), sous forme de petites émergences cylindroïdes ou bien de lames foliacées parallèles au sépale d'où elles partent et qui portent des poils, ainsi d'ailleurs que tout le réceptacle floral, où les nectaires peuvent disparaître et se trouver remplacés par des émergences analogues.

2. *Pétales.* — Les pétales acquièrent eux aussi une grande épaisseur et leur forme devient variable; on peut y distinguer comme dans les fleurs saines une partie rétrécie correspondant au pétiole et un limbe élargi; on ne reconnaît plus au contraire le pétiole dans certains cas et le limbe devient denté (Pl. V, fig. 4), ce dernier arrive même à acquérir sa plus grande largeur à sa base. La couleur jaune du limbe subsiste dans les pétales qui sont le moins attaqués, mais il apparaît le plus souvent des veines oranges correspondant aux nervures, et qui sont la première indication de cette coloration pourpre que nous avons signalée comme apparaissant d'une manière générale dans les organes hypertrophiés.

3. *Étamines.* — L'androcée nous offre de grandes modifications; nous pouvons distinguer trois types principaux d'étamines hypertrophiées au milieu des nombreuses formes qu'elles peuvent présenter.

Dans les étamines du premier type (Pl. V, fig. 5), le filet devient très épais, relativement court; au lieu d'une an-

thère dorsifixe, nous trouvons une masse continuant directement le filet, dont le contour est grossièrement rectangulaire, et sur les bords de laquelle un sillon sépare de chaque côté deux renflements représentant les sacs polliniques.

Dans les étamines du deuxième type (Pl. V, fig. 7 et 8), le filet et l'anthère sont semblables à celles du premier type, mais on remarque en plus de chaque côté l'existence d'une petite lame foliacée partant du côté interne et de la base de l'anthère ; les sacs polliniques sont eux-mêmes remplacés par des lames plus ou moins développées.

Les étamines du troisième type ne présentent plus trace de filet ni d'anthère ; elles sont transformées en une feuille dont un lobe terminal plus grand que les autres représente l'anthère (Pl. V, fig. 6), et dont les lobes latéraux sont l'équivalent des lames foliacées que nous avons vues apparaître à la base de l'anthère du deuxième type.

A côté de ces types principaux, se rangent de nombreuses formes qui leur sont intermédiaires et dont la description n'offrirait aucun intérêt ; une même fleur peut en offrir de très différentes.

4. *Pistil*. — Les carpelles hypertrophiés se rapportent à deux types.

Ceux du premier type restent soudés l'un à l'autre ; leur forme seule varie depuis ceux qui restent semblables aux carpelles sains jusqu'à ceux qui deviennent très larges et plats (Pl. V, fig. 10), le sens d'aplatissement étant perpendiculaire à la cloison des carpelles ; cette cloison manque souvent, au moins par endroits ; les ovules sont stériles et leur funicule est ordinairement renflé.

Les carpelles du second type deviennent libres et se présentent sous la forme de deux feuilles portées par un pédoncule (Pl. V, fig. 9) ; c'est une transformation que nous verrons se produire dans la même plante sous l'influence de Pucerons et que nous étudierons alors plus longuement. Quant aux organes atrophiés, ils conservent la forme qu'offrent les organes sains correspondants au moment où se produit

l'arrêt de développement ; de même que certains organes sont seuls atrophiés dans une fleur alors que les autres sont au contraire hypertrophiés, certaines parties d'un même organe peuvent aussi s'atrophier alors que les autres réagissent sous l'influence du parasite ; c'est ainsi que des étamines offrent des filets très renflés, surtout à la base, leurs anthères étant complètement desséchées.

2° *Changements produits dans la structure anatomique.* —

Nous n'avons pas à nous occuper, dans ce chapitre, des organes atrophiés, chez lesquels il ne se produit aucune modification anatomique et qui offrent toujours la même structure que les organes sains au stade de développement où s'est produit l'arrêt de la nutrition ; à partir de ce moment ils ne font que se flétrir. Les organes hypertrophiés offrent au contraire de très grandes modifications dans leurs tissus.

1. *Tige.* — Quoiqu'il ne rentre pas dans notre plan de considérer les modifications subies par d'autres organes que ceux de la fleur, nous dirons cependant qu'une action très générale du *Cystopus* s'étend à la tige ; c'est l'apparition ou l'augmentation considérable dans tous les organes attaqués, de ces *cellules spéciales* décrites par M. Heinricher (1) chez les Crucifères et dont M. Guignard (2) a montré le rôle physiologique ; ni M. Wakker ni M. Peglion n'ont remarqué cette grande abondance de cellules à myrosine qui explique l'odeur particulière que nous avons signalée plus haut comme appartenant à tous les organes attaqués. L'écorce de l'axe floral sain offre entre l'épiderme et l'endoderme des assises à chlorophylle formant un parenchyme lacuneux ; on n'y rencontre de cellules à myrosine que très rarement ; dans l'écorce de l'axe floral hypertrophié par le *Cystopus candidus* le tissu cesse d'être lacuneux et on remarque de nombreuses

(1) Heinricher, *Die Eiweissschläuche der Cruciferen* (Mittheil. des bot. Inst. zu Graz).

(2) Guignard, *Recherches sur la localisation des principes actifs des Crucifères*. (Journ. de bot., IV, 1890).

cellules spéciales qui ont tous les caractères que nous leur trouverons dans les organes floraux.

2. *Sépales*. — Les sépales sains offrent un épiderme supérieur à très grosses cellules ($40 : 30 \mu$) et un épiderme inférieur à cellules fortement aplaties ($30 : 5 \mu$); entre eux se trouvent 6 à 10 assises de cellules formant un tissu très lacuneux, sauf dans les régions des faisceaux; toutes ces cellules ont de la chlorophylle alors que les deux épidermes en sont dépourvus, comme il arrive normalement; on rencontre assez régulièrement une cellule spéciale contre chaque faisceau libéro-ligneux et une entre deux faisceaux voisins.

L'hypertrophie des sépales attaqués (Pl. V, fig. 18) a deux causes; le nombre des assises est plus grand (20 par exemple y compris les 2 épidermes), et d'autre part chacune des cellules acquiert des dimensions plus considérables; alors que le diamètre d'une cellule saine est environ de 10μ , il atteint en moyenne 30μ pour les sépales attaqués. Les deux épidermes sont semblables et ne sont plus différenciés comme ceux des sépales sains; leurs cellules sont au contraire sensiblement plus petites que celles du parenchyme; ces épidermes sont exfoliés par plages par les appareils conidiens qui se forment entre eux et le parenchyme. Non seulement toutes les assises du parenchyme contiennent de la chlorophylle, mais les épidermes eux-mêmes peuvent en être pourvus, quoique généralement en moins grande abondance. Le parenchyme ne présente jamais de lacunes; ses cellules sont simplement plus ou moins dissociées par le mycélium du parasite; elles offrent la même forme dans toute l'épaisseur du sépale et à peu près le même arrangement; cependant elles sont un peu plus régulièrement disposées en assises du côté de la face supérieure; on a une ébauche de tissu palissadique; le sépale en perdant sa différenciation normale acquiert en partie celle qui est propre aux feuilles ordinaires.

Les cellules spéciales (*c. sp.*) sont beaucoup plus fré-

quentes; il en existe jusqu'à une dizaine entre deux faisceaux consécutifs; elles possèdent les caractères qui leur ont été reconnus par M. Heinricher, entre autres leur forme allongée ordinairement dans le sens de l'organe, l'épaississement de la membrane, l'absence de chlorophylle et les granulations du protoplasma; de plus, j'ai constaté qu'elles offrent un noyau beaucoup plus gros que les autres cellules; alors que le noyau de ces dernières a environ $3 : 1 \mu$ chez les organes sains, il atteint chez ces mêmes organes $5 : 3 \mu$ dans les cellules à myrosine; les nucléoles s'agrandissent au moins dans les mêmes proportions. Ce noyau subit dans les deux cas une hypertrophie sous l'action du parasite; ses dimensions deviennent en moyenne $5 : 2 \mu$ pour les cellules à chlorophylle, $10 : 5 \mu$ pour les cellules spéciales (Pl. V, fig. 19); celles-ci ont en général dans les sépales hypertrophiés un diamètre transversal de 70μ ; dans quelques cas elles deviennent beaucoup plus grandes; on peut en rencontrer dont les deux axes transverses ont 150μ et 50μ , et le noyau $20 : 10 \mu$.

3. *Pétales*. — Le limbe des pétales sains est formé, entre les nervures, de 5 assises de cellules, dont 2 épidermiques; on n'y rencontre pas de cellules spéciales. Sous l'influence du parasite les épidermes ont leurs cellules relativement beaucoup plus petites, le nombre des assises augmente (on en compte une dizaine environ), de la chlorophylle apparaît, de nombreuses cellules à myrosine se développent; de plus il s'établit une zone palissadique très nette par la régularité des assises, qui peuvent être au nombre de 4, et l'allongement des cellules perpendiculairement à la surface du limbe. Dans la partie pétiolaire des pétales on observe en outre l'apparition de tissus secondaires dans le faisceau libéro-ligneux.

4. *Étamines*. — C'est l'androcée qui subit les plus grandes transformations. Rappelons d'abord brièvement la structure d'une étamine saine. Le filet a une section circulaire; son parenchyme cortical est lacuneux et l'épiderme est formé de cellules petites très nettement différenciées; l'anthere

possède un tissu mécanique comprenant deux massifs dont chacun correspond à une paire de sacs polliniques qui en est complètement entourée; vers le connectif ce tissu est formé par plusieurs assises qui se réduisent à deux en avant et en arrière, à une vers la fente de déhiscence. On ne trouve pas de chlorophylle ni de cellules à myrosine dans le filet ni l'anthère.

Dans les étamines hypertrophiées par le *Cystopus candidus*, le filet est ordinairement aplati, à section grossièrement rectangulaire; son épiderme n'est pas différencié, le parenchyme cortical n'est plus lacuneux; toutes ses cellules ont de la chlorophylle et comme toujours des cellules spéciales apparaissent.

L'anthère peut posséder de nombreux faisceaux accessoires (*f'*) qui se forment dans le connectif et dans des lames plus ou moins développées représentant les sacs polliniques (Pl. V, fig. 12 à 14). Lorsque ces lames ne sont pas beaucoup plus distinctes du connectif que ne le sont à l'état normal les sacs polliniques, tous les faisceaux sont nettement en cercle comme dans certains pétioles (Pl. V, fig. 13); lorsque les lames s'individualisent davantage en s'agrandissant, les faisceaux sont disposés suivant une ellipse de plus en plus aplatie (Pl. V, fig. 12); enfin lorsque l'anthère est transformée en une partie médiane correspondant au connectif et en deux paires de lames qui en portent de chaque côté, la région médiane ne possède plus que le faisceau primitif; les lames qui se détachent de la région libérienne du connectif ont leurs faisceaux orientés comme le faisceau normal, celles qui se détachent de la région ligneuse ont des faisceaux symétriques par rapport aux précédents, de sorte que les deux lames sont adossées par leur face ligneuse. De même les lames que nous avons vues se détacher de la base des anthères ont leurs faisceaux orientés symétriquement par rapport au faisceau primitif; on doit les considérer comme représentant une tentative de ce dédoublement de l'anthère en deux lames parallèles.

Tout le tissu du connectif, qui est fortement épaissi, est composé de cellules riches en chlorophylle; quelques cellules épidermiques peuvent se terminer en poils (Pl. V, fig. 13, 14). On rencontre de nombreuses cellules spéciales, quelquefois accolées, au nombre d'une douzaine, les unes contre les autres; une même coupe peut rencontrer jusqu'à 40 de ces cellules. Dans les lames bien développées qui remplacent les sacs polliniques, on trouve en dessous de chacun des épidermes une assise en palissade très nette.

Reste à voir ce que deviennent les sacs polliniques en ce qui concerne les éléments reproducteurs.

Les transformations qu'ils subissent sont de deux sortes.

1. Certains sont arrêtés dans leur développement comme dans tous les cas que nous avons observés jusqu'ici; les grains de pollen tendent à se former, mais n'arrivent que rarement à leur différenciation complète. Nous retrouvons ici toutes les variations dans le moment où s'effectue cet arrêt de l'évolution des cellules mâles.

1. Très rarement les sacs polliniques arrivent à être normalement constitués; leur paroi possède un tissu mécanique; mais ce dernier s'arrête ordinairement un peu avant la région de déhiscence où il est remplacé par un tissu parenchymateux épais qui empêche cette déhiscence; les grains de pollen sont les uns bien constitués, les autres réduits à leur membrane.

2. D'autres sacs polliniques ont leur paroi formée de deux assises, dont une épidermique, l'assise interne n'est pas devenue assise mécanique; les deux sont composées de cellules riches en chlorophylle; l'assise nourricière existe encore et les grains de pollen sont tous réduits à leur membrane à l'intérieur de laquelle subsiste un peu de protoplasma avec son noyau. Ces grains de pollen sont libres ou bien sont encore accolés les uns contre les autres, ces derniers n'offrant aucune différenciation dans leur membrane.

3. Dans une troisième catégorie de sacs polliniques, on rencontre en dedans des deux assises formant la paroi une

masse protoplasmique dans laquelle on distingue les noyaux des cellules mères et des cellules nourricières qui n'ont pas été plus loin dans leur développement.

4. Enfin, dans certaines anthères (Pl. V, fig. 15) les sacs polliniques, qui deviennent très petits, présentent en leur centre cette même masse protoplasmique où les noyaux sont plus ou moins distincts, mais la paroi est constituée par quatre assises contenant toutes des grains de chlorophylle ; on a probablement dans ce cas affaire à une masse centrale représentant seulement les cellules mères des grains de pollen (*c. m.*), les deux assises internes de la paroi représentant les cellules nourricières ; les cellules de ces deux dernières assises ont une tendance à s'isoler les unes des autres, caractère qui rappellerait leur origine.

II. Le cas où les assises nourricières sont transformées en cellules à chlorophylle est une transition au second mode de transformation des sacs polliniques où toutes les cellules deviennent parenchymateuses. On rencontre, en effet, au centre de certains sacs polliniques (Pl. V, fig. 17) un massif de cellules se distinguant simplement des autres par leur taille plus grande et leur paroi plus épaisse ; tous leurs autres caractères sont ceux des cellules du connectif et de la paroi du sac formée de 4 à 5 assises ; dans quelques cas (Pl. V, fig. 16) ce massif est en outre nettement isolé du reste du parenchyme par la gélification des parois qui forment son contour ; ce sont les cellules mères des grains de pollen qui, au lieu de subir leur évolution normale ou de périr avant de l'avoir terminée, se sont différenciées en cellules végétatives. Il semble qu'elles aient échappé à la mort à la condition de ne pas entrer en lutte avec le parasite, de ne pas détourner au détriment du mycélium une partie de la nourriture qui arrive aux anthères et de se transformer en cellules capables, au contraire, de servir à la nutrition du *Cystopus*.

On observe en effet que le mycélium pénètre dans le massif formé par ces cellules parenchymateuses provenant des

cellules sexuelles, alors qu'il ne se rencontre jamais dans les sacs polliniques atrophiés où il ne trouverait pas plus de nourriture que les cellules mères des grains de pollen.

Enfin, dans les lames qui remplacent les sacs polliniques, on ne voit plus trace de cellules sexuelles.

5. *Fruit*. — Nous n'ajouterons que peu de chose à ce qu'a dit M. Peglion au sujet des transformations éprouvées par la silique et qui se résument en ce qu'aucune différenciation externe relative à la déhiscence ne s'opère dans la silique attaquée. Le nombre des assises peut augmenter du simple au double ; les cellules ont les mêmes caractères que précédemment ; comme toujours apparaissent de nombreuses cellules à myrosine. Les cavités ovariennes acquièrent un contour irrégulier dû à ce que des émergences naissent non seulement sur le placenta, mais aussi en toute autre région, et à ce que la cloison médiane est irrégulièrement hypertrophiée. Les ovules sont fortement grossis, surtout dans leur funicule, mais leur sac embryonnaire se flétrit de bonne heure avant que la cellule mère se soit divisée ; on rencontre quelques cellules spéciales dans le funicule, les téguments et même le nucelle.

Capsella Bursa-pastoris Mœnch.

Attaqué par le *Cystopus candidus* Lév.

Les phénomènes présentés par le *Raphanus Raphanistrum*, le *Turritis glabra*, le *Sisymbrium officinale*, sont tout à fait comparables à ceux que nous venons de décrire chez le *Sinapis arvensis*.

Nous n'y trouvons que des différences de détail qui n'ont pas d'intérêt et qui tiennent à la nature différente de l'hôte. Il n'en est pas de même pour le *Capsella Bursa-pastoris*, où l'hypertrophie est beaucoup moins considérable.

On voit souvent apparaître dans les parties attaquées une couleur rouge vineux qui appartient quelquefois normalement aux silicules au voisinage de leur maturité ; les sépales et pétales deviennent deux ou trois fois plus longs et plus

larges; leur épaisseur s'accroît aussi, par suite des boursoufflures produites par les appareils conidiens se développant en dessous de l'épiderme qu'ils exfolient, et par suite de l'hypertrophie de leurs cellules (elles ont environ 30 μ de diam. au lieu de 8 μ); mais le nombre des assises constituant ces organes ne devient pas sensiblement plus grand. Les épidermes ne sont pas différenciés comme dans les organes sains; toutes les cellules du parenchyme deviennent à peu près semblables entre elles, comme chez le *Sinapis arvensis*. Ce qui distingue surtout le nouvel hôte, c'est que les sépales et pétales qui possèdent normalement des cellules à myrosine (développées surtout dans les sépales au niveau de la nervure médiane) non seulement n'en possèdent pas davantage quand ils sont attaqués par le *Cystopus*, mais n'en offrent plus trace. Ces cellules n'apparaissent pas non plus dans les étamines ni les carpelles.

Les étamines ne présentent jamais le phénomène de virescence; elles offrent un filet très boursoufflé par les appareils conidiens et une anthère, de forme souvent très irrégulière, non déhiscente; les sacs polliniques subissent toujours une partie de leur évolution normale, et on retrouve ici les mêmes arrêts de développement que nous avons signalés dans plusieurs cas précédents; ils peuvent avoir des dimensions très variables dans une même anthère. On peut, dans un même sac pollinique, observer des grains de pollen bien constitués et d'autres atrophiés. Comme toujours le mycélium ne pénètre pas dans l'intérieur des sacs polliniques. L'anthère est quelquefois dédoublée, le connectif est pourvu de deux faisceaux et outre les deux paires normales de sacs polliniques, il existe entre elles un ou deux sacs polliniques supplémentaires.

La silicule attaquée prend des formes irrégulières et peut s'allonger beaucoup jusqu'à pouvoir mériter le nom de silique; elle ne présente pas les différenciations de tissu qui la rendent normalement déhiscente.

Il arrive souvent que le *Cystopus candidus* soit accompagné d'un autre parasite, le *Peronospora parasitica*; je n'ai pas eu l'occasion d'observer d'organes attaqués seulement par cette dernière Péronosporée, et lorsque je l'ai vue alliée au *Cystopus candidus*, je n'ai remarqué aucune différence dans les transformations morphologiques ou anatomiques subies par les organes floraux de l'hôte.

RÉSUMÉ RELATIF AU CYSTOPUS CANDIDUS.

Contrairement à ce que nous avons signalé chez les plantes attaquées par des *Peronospora*, nous observons ici :

- 1° *Des changements très notables dans la constitution des cellules (forme, dimensions, contenu);*
- 2° *Dans leur arrangement, qui devient sensiblement le même, quel que soit l'organe;*
- 3° *Une localisation différente d'un principe spécial, la myrosine;*
- 4° *L'évolution possible des cellules sexuelles mâles en cellules végétatives.*

Toutes ces modifications peuvent se résumer dans le remplacement des différenciations particulières aux divers organes par une différenciation unique, faisant de tous ces organes un appareil de nutrition pour le parasite.

CHAPITRE SECOND

CÉCIDIES PRODUITES PAR DES URÉDINÉES.

Viola silvestris Lam.

Attaqué par le *Puccinia Violæ Schum.*

(Planche VI, fig. 1 à 44).

On rencontre fréquemment plusieurs espèces de *Viola* dont les tiges et les feuilles sont attaquées par cette Puccinie qui y détermine des renflements dans les régions où se développent les spores. Les pieds de *V. silvestris* envahis m'ont semblé toujours porter autant de fleurs que ceux qui restent indemnes; ces fleurs sont ordinairement saines, mais chez les individus où le parasite prend un grand développement elles peuvent aussi être attaquées et subissent de ce fait diverses transformations. Les fleurs peuvent garder leur plan normal de structure ou le modifier, d'où deux cas à distinguer :

1° *Le plan floral n'est pas modifié.* — C'est le cas général; le pédoncule floral et le calice sont fortement renflés; les sépales, qui sont à l'état sain (Pl. VI, fig. 1) aigus et minces, deviennent lorsqu'ils sont attaqués, très larges à leur base, en même temps qu'ils s'épaississent beaucoup (Pl. VI, fig. 2).

Les æcidiospores se forment surtout sur le calice et le pédoncule, en moins grande quantité sur les pétales, étamines et carpelles. C'est le pétale antérieur qui est ordinairement le plus attaqué, et dans la partie qui forme l'épéron; ce dernier est à l'état normal (Pl. VI, fig. 3) blanc et légèrement conique; il épaissit beaucoup ses parois (Pl. VI, fig. 4), la cavité que celles-ci délimitent devient beaucoup

plus vaste (son diamètre peut tripler) et plus cylindrique; cet éperon prend une couleur verte intense, sa surface est moins régulière et se plisse légèrement, de sorte que l'orifice de l'éperon n'a pas un contour régulièrement circulaire, mais plus ou moins sinueux. Le reste du pétale reste en grande partie violet, mais peut offrir quelques plages vertes, ordinairement celles qui présentent des acidiums. Il en est de même pour les autres pétales qui verdissent souvent suivant un de leurs bords, en devenant plus étroits et plus pointus; il n'est pas rare en outre que les deux pétales postérieurs soient fortement réduits.

Les étamines ont leur connectif plus épais et vert, les deux antérieurs qui possèdent à l'état normal (Pl. VI, fig. 5) un long prolongement du connectif pénétrant dans la cavité de l'éperon formé par le pétale antérieur, ne le présentent plus qu'à l'état d'une simple bosse du connectif (Pl. VI, fig. 6), ou en sont complètement dépourvues. Certaines étamines se transforment partiellement ou totalement en pétales; nous verrons plus loin un exemple d'une telle pétalodie.

Les étamines restent adhérentes autour du pistil, longtemps après que la fleur s'est flétrie, alors qu'elles tombent de très bonne heure à l'état normal; cette adhérence doit être due à l'hypertrophie des tissus de leur base, hypertrophie parasitaire qui entraîne toujours une vie plus longue des cellules.

Ce sont les carpelles qui sont le moins modifiés; ils conservent leur forme et leurs dimensions, bien qu'attaqués par le parasite. Les graines peuvent se développer normalement et arriver à leur maturité.

2° *Le plan floral est modifié.* — Parmi les très nombreuses fleurs que j'ai pu observer (elles provenaient des bois d'Orsay et de Sèvres), je n'en ai rencontré que deux dont le plan de structure était transformé. Je décrirai celle de ces fleurs qui avait subi les changements les plus considérables.

En dedans du calice, qui offrait les caractères ordinaires des sépales envahis par le parasite, se trouvaient 13 pétales au lieu de 5, d'où l'apparence d'une fleur double; sur ces 13 pétales, on reconnaissait facilement les 5 externes pour les pétales normaux; l'antérieur présentait un éperon très attaqué et très vert; sur les 8 autres, 7 doivent être considérés comme des pétales surajoutés dont le schéma de la planche VI (fig. 11) indique la disposition. Il est impossible de reconnaître d'une façon nette dans cette fleur adulte une loi de développement pour les pétales, qui apparaissent peut-être, en effet, sans ordre; cependant, il semble que les 5 plus externes forment un cycle dans lequel le pétale postérieur est alterne avec les pétales postérieurs du cycle externe normal; si les autres ne sont pas exactement alternes avec les pétales du premier cycle, ou même leur sont superposés, cela tient peut-être à des déplacements produits par le développement du parasite. Les deux derniers pétales semblent à leur tour alternes avec des pétales du second cycle. Ces pétales supplémentaires ont des formes variées; aucun ne possède d'éperon et plusieurs sont parfaitement symétriques, ce qui n'arrive dans les fleurs normales que pour le pétale antérieur; ils sont complètement violets ou bien offrent quelques plages vertes, surtout sur un de leurs bords et à leur extrémité.

Enfin, le douzième pétale est constitué par une des cinq étamines normales transformée dans une de ses moitiés; on reconnaît, en effet, à la base de ce pétale, une paire de sacs polliniques se prolongeant à son extrémité par une petite lame membraneuse tout à fait semblable à celle qui termine les anthères normales; l'autre paire de sacs polliniques, avec sa lame membraneuse, s'est transformée en une lame violette ayant tous les caractères d'un pétale. Les quatre autres étamines gardaient leurs caractères ordinaires. Cette pétalodie des étamines est à rapprocher du fait observé par M. Giard dans la Saponaire attaquée par l'*Ustilago Anthera-*

rum, qui présente quelquefois alors une duplicature par transformation des étamines en pétales.

Le pistil est formé de 4 carpelles, dont 2 sont libres suivant un de leurs bords ; et l'un de ces carpelles a son bord libre transformé en une moitié d'étamine.

M. Fentzling (1) a étudié les modifications anatomiques que présentent les feuilles de *Viola odorata* attaquées par le *P. Violæ* et a montré qu'elles consistent surtout dans la dissociation du tissu en palissade ; l'auteur ne s'est pas occupé de la fleur.

Les sépales sains (Pl. VI, fig. 7) offrent, en coupe transversale, deux épidermes dont la culine est très développée, et 5 à 6 assises de parenchyme dont les cellules contiennent de nombreux grains de chlorophylle. La cutine des cellules épidermiques disparaît dans les sépales attaqués (Pl. VI, fig. 8), dont l'épaisseur augmente beaucoup ; les cellules du parenchyme sont très hypertrophiées, et c'est plus par l'hypertrophie de chacune de ces cellules que par la multiplication du nombre des assises qu'est déterminé l'épaississement des sépales ; la chlorophylle existe encore, mais en grains beaucoup plus petits (Pl. VI, fig. 9 et 10) et elle peut se raréfier beaucoup vers la région centrale du parenchyme ; le noyau peut augmenter du simple au double, il est plus clair, sa chromatine en grains plus diffus, et le nucléole, très apparent, prend de grandes dimensions.

Le mycélium de l'Urédinée se développe entre les cellules et pénètre à leur intérieur par des prolongements ; dans les cellules ainsi directement attaquées, on voit le filament mycélien se diriger vers la région du noyau, qu'il peut entourer étroitement, et on observe alors assez souvent que le noyau s'est divisé ; il peut y avoir deux causes à la présence de deux noyaux dans ces cellules. Ou bien il est permis de rapporter ce phénomène aux cas nombreux (nous en rencontrerons plusieurs) où des cellules se divisent pour

(1) Fentzling, *Untersuchungen der Veränderungen welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden*. Freiburg i. B. 1892.

résister à une action parasitaire ; ici cette division se bornerait à la multiplication des noyaux. Ou bien le mycélium a pénétré dans des cellules en voie de division, et les deux noyaux ont pu se former, la cloison ayant été empêchée de se développer par la présence du suçoir.

Les faisceaux libéro-ligneux apparaissent plus nettement distincts du parenchyme chlorophyllien dans les sépales attaqués, les vaisseaux du bois gardant leur calibre et les cellules du liber et du conjonctif s'accroissant relativement peu.

Les pétales ne sont hypertrophiés que dans les parties attaquées directement par la Puccinie. L'éperon du pétale antérieur, par exemple, au lieu de présenter 4 ou 5 assises, y compris les deux épidermes, peut être constitué par 10 assises ; la cutine des cellules épidermiques externes est beaucoup plus faiblement développée ; de la chlorophylle apparaît dans tout le parenchyme, surtout dans les cellules sous-épidermiques.

Les anthères, qui acquièrent aussi des grains de chlorophylle dans leur connectif, offrent en général des sacs polliniques bien constitués, avec assise mécanique bien différenciée et grains de pollen normaux. Lorsque de nombreux æcidiums se développent sur le connectif et dans la partie externe des sacs polliniques, les grains de pollen s'atrophient et sont réduits à leur paroi ; je n'en ai jamais rencontrés qui soient arrêtés à un stade plus jeune de leur développement.

La paroi des carpelles ne subit de modifications que dans le voisinage immédiat des rares æcidiums qui s'y développent ; les ovules ne sont en général pas envahis par le mycélium et se développent normalement en graines.

En résumé, l'attaque des fleurs du *Viola silvestris* par le *Puccinia Violæ* amène, outre l'hypertrophie des pédoncules floraux, les modifications suivantes :

1° *L'hypertrophie des sépales et des pétales*, par l'hyper-

trophie de chacune des cellules et l'augmentation du nombre de ces cellules. Le noyau s'agrandit et peut se diviser sous l'action du parasite, son nucléole devient très gros.

2° La *sépalodie des pétales*.

3° La *réduction de l'éperon des étamines antérieures*.

4° La *pétalodie des étamines*.

5° L'*atrophie des cellules sexuelles mâles*.

6° La *staminodie des carvelles*.

7° L'apparition de *pétales supplémentaires* produisant la duplication de la fleur.

Anemone nemorosa L.

Attaqué par l'*Æcidium leucospermum* D.C.

(Planche VI, fig 12 à 15).

Plusieurs espèces d'Anémones sont attaquées par des Urédinées et subissent des modifications morphologiques en rapport avec la présence de ces parasites. C'est ainsi que M. G. Bonnier (1) dit à propos de l'*Anemone nemorosa* : « Il n'est pas rare de rencontrer des exemplaires d'*Anemone nemorosa* attaqués par l'*Æcidium Anemones*, et dont les sépales déformés sont souvent creusés en cornet, comme les sépales de *Myosurus*, et les pétales d'Ancolie. » Cohn (2) signale aussi des cas où l'*Æcidium leucospermum* attaque les sépales de cette Anémone, et où ceux-ci restent verts dans le voisinage du parasite. Ces cas sont exceptionnels et le plus souvent l'*Anemone nemorosa* attaqué par l'*Æc. leucospermum* ne développe pas de fleurs. M. Magnin (3) a montré qu'il en est de même pour l'*Anemone ranunculoides*; ce même auteur (4) a d'ailleurs décrit et figuré un exemplaire d'*Anemone nemorosa* portant une fleur attaquée par le parasite.

(1) G. Bonnier, *Renonculacées de la flore de France* (Rev. g. de bot., I, p. 393).

(2) Cohn, *Crypt. Fl. von Schlesien*, III, 1, p. 343.

(3) Magnin, *Castration parasit. de l'Anemone ranunculoides par l'Æc. leucospermum* (Compt. rend. 1890, 28 avril).

(4) Magnin, *Castration chez les Anémones et les Euphorbes* (Bull. sc. du Nord de la Fr., XXIII, p. 412).

Le *Puccinia fusca* (s'il forme toutefois, comme le pense Plowright, une espèce distincte de l'*Æc. leucospermum*) et une Ustilaginée, l'*Urocystis Anemones*, déterminent aussi la stérilité des pieds d'*Anemone nemorosa*.

J'ai rencontré dans la forêt de Sénart et les bois de Sèvres un grand nombre de pieds d'*Anemone nemorosa* attaqués par l'*Æc. leucospermum*, et sur plusieurs centaines que j'ai observés je n'en ai trouvé que deux qui avaient leurs fleurs développées; tous les organes floraux étaient envahis par le parasite; les sépales étaient complètement verts et portaient de nombreux *æcidiums*.

Leur constitution anatomique (Pl. VI, fig. 13) est très différente de ce qu'elle est pour les sépales sains (Pl. VI, fig. 12). Ces derniers présentent un épiderme interne papilleux, trois assises de parenchyme, dont les cellules contiennent de très petits grains de chlorophylle et laissent entre elles des méats relativement peu développés, et un épiderme externe à cellules aussi hautes que larges. Les sépales modifiés par le parasite ont leurs deux épidermes formés par des cellules très aplaties; leur parenchyme est constitué par six à sept assises de cellules; celle qui est en dessous de l'épiderme interne forme une zone palissadique très nette, les autres un tissu lacuneux; en un mot, les sépales se rapprochent anatomiquement des feuilles. Toutes les cellules du parenchyme (Pl. VI, fig. 14) acquièrent un très gros noyau (12 μ . de long au lieu de 4 μ .) et de nombreux grains de chlorophylle, développés particulièrement autour des *æcidiums* et sur les bords des sépales.

Les étamines offrent souvent de la chlorophylle dans leur connectif qui se dessèche de bonne heure. Les grains de pollen sont bien constitués ou réduits à leur membrane; l'assise mécanique est le plus souvent normalement développée, mais peut aussi faire défaut.

La chlorophylle devient plus abondante dans la paroi des carpelles; elle apparaît jusque dans le tégument de l'ovule, qui se dessèche sans être fécondé; dans quelques cas l'albu-

men commence à se développer sans qu'il y ait formation d'embryon. Des spermogonies peuvent se former jusque dans le tégument de l'ovule.

Euphorbia Cyparissias L.

Attaqué par l'*Uromyces scutellatus* Schrank et l'*U. præminens* (Duby) Lév.

On a remarqué depuis longtemps que certains pieds d'*Euphorbia Cyparissias* offrent un aspect tout particulier; les anciens auteurs n'avaient pas rapporté à une cécidie cette forme spéciale et en avaient fait une espèce sous le nom d'*E. degenerata*. On reconnut plus tard que c'était à l'attaque de différents *Æcidium* qu'était due cette transformation qui est trop connue pour qu'il soit nécessaire de la décrire ici à nouveau. Frank (1) ajoute que les tiges attaquées ne donnent jamais de fleurs; M. Magnin (2) a signalé la présence de certains de ces pieds fleuris; il se passe ici le même phénomène que pour l'*Anemone nemorosa* attaqué par l'*Æcidium leucospermum* qui est le plus souvent privé de fleurs, mais qui en porte dans quelques cas; chez les deux plantes, les fleurs qui se développent accidentellement, probablement sur les tiges attaquées le plus tardivement, sont infestées aussi par le parasite.

Nous renvoyons, pour tout ce qui concerne l'étude des tiges et feuilles attaquées, au travail de M. Fentzling (bien que le parasite soit alors l'*Ur. Pisi Pers.*).

J'ai trouvé, près du laboratoire de Fontainebleau, de nombreux pieds de cette Euphorbe attaqués par l'*Ur. scutellatus* et l'*Ur. præminens*, et plusieurs d'entre eux portaient des fleurs; que l'attaque soit produite par l'une ou l'autre de ces deux espèces, les phénomènes observés étaient les mêmes. Les rameaux florifères qui partent de la partie supérieure de la tige principale fleurs restent courts; les bractées florales

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, 1880, p. 471.

(2) Magnin, *Castration des Anémones et des Euphorbes* (Bull. sc. Nord Fr., XXIII, p. 412.)

sont moins développées, mais plus épaisses et restent appliquées contre les fleurs, de sorte que l'inflorescence est plus ramassée, plus compacte; certains de ces rameaux secondaires, que leur position désigne pour être des rameaux florifères, ne développent que des feuilles; sur les bractées et tous les organes floraux apparaissent les appareils reproducteurs du parasite.

L'inflorescence saine forme une cyme bipare; la première fleur, celle qui termine l'axe initial, n'offre que des étamines; toutes les autres possèdent à la fois des étamines et des carpelles. Dans les inflorescences attaquées, la première fleur peut avorter complètement, on ne trouve aucun organe à l'intérieur de la corolle: quelquefois les étamines ayant avorté, on observe des carpelles qui ne tardent pas à se dessécher; cette fleur, normalement mâle, a été transformée en fleur femelle. Le plus souvent les étamines subsistent en nombre inférieur ou égal à ce qu'il est dans les fleurs saines, et de plus apparaissent les trois carpelles, qui existent normalement dans les autres fleurs; il se passe ici quelque chose d'analogue à ce qui a été signalé par MM. Giard et Magnin (1) dans les fleurs femelles du *Lychnis dioica* attaquées par l'*Ustilago Antherarum*, et transformées en fleurs hermaphrodites; ici ce sont des fleurs mâles que la présence d'une Urédinée rend hermaphrodites, et dans ce dernier cas le mécanisme et la signification de la transformation sont plus difficiles à comprendre que dans le premier, où le mycélium parasite provoque le développement du seul organe dans lequel il doit former ses spores.

Les fleurs portées par les pédoncules secondaires conservent toujours leurs carpelles: le nombre de leurs étamines diminue ordinairement, il arrive même assez fréquemment qu'on n'en rencontre plus du tout. Le parasite tend donc à faire disparaître les organes mâles, et non seulement il ne détermine pas la disparition des organes femelles, mais il en

(1) Giard et Magnin, *Notes sur la castr. par. du Lychnis dioica* (Bull. sc. Nord Fr., II, p. 150.)

provoque le développement dans des fleurs qui n'en possèdent normalement pas.

La corolle de toutes les fleurs subit une réduction plus ou moins accentuée ; les pétales attaqués peuvent rester trois ou quatre fois plus petits que les pétales sains ; dans quelques cas ils deviennent libres ; leurs glandes en croissant sont très réduites ou peuvent ne pas se former du tout ; les poils que porte le bord libre des pétales normaux disparaissent dans les pétales attaqués.

Les modifications anatomiques sont de même ordre que celles que nous venons de signaler pour le *Viola silvestris* attaqué par le *Puccinia Violæ*. Les pétales dont le limbe est formé normalement par cinq à six assises de cellules en acquièrent une douzaine ; chacune des cellules est plus grande ; son noyau s'est agrandi dans les mêmes proportions que la paroi ; des grains de chlorophylle apparaissent dans le parenchyme. Les étamines ont leur filet et leur connectif épaissis, à la manière des feuilles, des bractées, des pétales et des carpelles ; on trouve toutes les transitions entre les sacs polliniques arrêtés dans leur développement alors qu'ils ne contenaient que les cellules mères des grains de pollen et les sacs polliniques normalement constitués, avec assise mécanique et grains de pollen ; lorsque les cellules mères s'atrophient, les cellules formant la paroi du sac pollinique peuvent se diviser et former quatre à cinq assises.

Les carpelles présentent des ovules, souvent peu développés, qui ne donnent jamais de graines ; les spermogonies peuvent se former jusque dans les téguments ; quelquefois sur les trois carpelles deux sont à moitié libres, de sorte que l'ovaire ne présente qu'une loge fermée. M. Magnin a signalé dans les pieds d'*Euphorbia Cyparissias* transformés par ces *Uromyces* une odeur miellée très forte, l'auteur pense qu'elle répond à une sécrétion qui remplacerait la sécrétion normale du nectar. Je n'ai pas pu étudier cette sécrétion, n'ayant à ma disposition, au moment où je voulais le faire, que des matériaux conservés dans l'alcool ; mais il

m'a été possible de déterminer où était localisée une autre substance, dont l'odeur est très comparable à celle qu'exhale l'Euphorbe attaquée, et qui se forme dans les feuilles du *Cirsium arvense* Scop. envahies par le *Puccinia suaveolens* Pers.

Si l'on observe une de ces feuilles au moment où il ne se développe encore que des spermogonies, on trouve dans les cellules épidermiques des deux faces, surtout dans les régions où se forment les æcidioles, et plus dans les cellules stomatiques que dans les autres, une série de globules très réfringents, de dimensions variées, se colorant en brun foncé par l'acide osmique, solubles dans l'alcool; les feuilles saines n'en présentent pas trace, non plus que les feuilles attaquées qui sont couvertes de téléutospores et qui, à cette période du développement du parasite, n'ont plus aucune odeur. Les spermogonies contiennent vers chacune de leurs extrémités une gouttelette huileuse qui a les mêmes caractères que celles qui apparaissent dans les cellules épidermiques de l'hôte.

C'est à une substance analogue, se formant d'une façon comparable, que doit se rapporter l'odeur des pieds d'Euphorbe attaqués par des *Uromyces*. S'il en est bien ainsi, il nous semble difficile de regarder cette sécrétion, se produisant à l'intérieur même des spores, comme une fonction corrélative de celle de la production du nectar (1).

En résumé, les *Uromyces scutellatus* et *præminens* déterminent dans les fleurs d'*Euphorbia Cyparissias* se développant accidentellement :

1° La transformation des fleurs mâles en fleurs femelles ou

(1) Note ajoutée pendant l'impression. Je viens de recueillir des pieds d'*Euphorbia Cyparissias* attaqués par l'*Uromyces scutellatus* et j'ai pu constater que l'odeur miellée qu'ils dégagent correspond bien à la formation de gouttelettes huileuses, comparables à celles que j'ai observées dans les feuilles du *Cirsium arvense* attaqué par le *P. suaveolens*; mais pour l'*Euphorbia Cyparissias*, je ne les ai rencontrées que dans les filaments des æcidioles et dans les spermogonies; je ne les ai pas vues apparaître dans les cellules épidermiques de l'hôte.

hermaphrodites, celle des hermaphrodites en fleurs femelles ;

2° *L'atrophie des cellules sexuelles mâles et femelles ;*

3° *L'hypertrophie du parenchyme de tous les organes.*

L'*Euphorbia exigua* L. attaqué par le *Melampsora Helioscopiæ* (Pers) Cast. ne présente aucune hypertrophie ; les fleurs se forment toujours, mais sont arrêtées plus ou moins tard dans leur développement, et l'arrêt peut être très précoce (les cellules mères avortent, les ovules ne sont pas fécondés) ; les fleurs peuvent au contraire présenter des grains de pollen normaux et des graines bien constituées.

CHAPITRE TROISIÈME

CÉCIDIES PRODUITES PAR DES USTILAGINÉES.

On sait que les Ustilaginées, dont le mycélium envahit toute la plante qui les nourrit, forment leurs spores dans des régions variant avec les différentes espèces, mais bien déterminées pour chacune; c'est ainsi que certains se développent dans la gaine des feuilles de Graminées (*Urocystis occulta* Wall.), d'autres dans la fleur tout entière (*Ustilago segetum* Bull.), d'autres dans le réceptacle floral (*Ust. Receptaculorum* Fr.), d'autres exclusivement dans les anthères; celles dont nous allons étudier l'action se rapportent à ce dernier groupe.

Lychnis dioica L.

Attaqué par l'*Ustilago Antherarum* Tul.

(Pl. VI, fig. 16 et 17).

MM. Giard et Magnin (1) ont montré que les fleurs femelles atteintes par ce parasite développent leurs étamines, en même temps que le pistil subit une réduction; le mycélium détermine la formation d'organes qui existent à l'état latent et dans lesquels les spores doivent se constituer. A la maturité des anthères ainsi envahies, les sacs polliniques contiennent, au lieu de pollen, une poussière violacée formée par les spores; j'ai cherché à déterminer de quelle façon les spores remplacent les cellules sexuelles.

Le mycélium pénètre à l'intérieur du sac pollinique alors que celui-ci contient les cellules mères des grains de pollen; il isole au centre le massif de ces cellules mères, se développe

(1) Giard et Magnin, *Notes sur la castration parasitaire du Lychnis dioica L.* (Bull. sc. Nat. de Fr. et Belg. II, p. 150.)

abondamment, et forme ses spores (*sp.*) entre elles et les cellules de la paroi du sac pollinique ; il digère les cellules nourricières et de place en place certaines des cellules constituant l'assise mécanique. La digestion des cellules mères, comme celles des cellules plus externes, commence par la disparition de la paroi cellulosique ; les filaments mycéliens pénètrent alors dans la cellule et digèrent devant eux le protoplasma et son noyau ; ce dernier peut d'abord s'hypertrophier beaucoup au préalable et acquérir un gros nucléole très net (fig. 16, *c. m.*) ; puis il prend une forme irrégulière, sa chromatine devient diffuse et il disparaît peu à peu au contact du mycélium.

Telle est la marche générale du phénomène, mais elle peut présenter de nombreuses irrégularités.

Les cellules mères peuvent, avant d'être absorbées par le parasite, subir les mêmes phénomènes que ceux que nous avons observés dans les sacs polliniques atrophiés, c'est-à-dire périr faute de matériaux nutritifs ; dans ce cas elles ne sont même pas toujours digérées par le mycélium et leur massif se dessèche au milieu des spores. Le même phénomène peut se produire pour des cellules plus externes.

L'assise mécanique subsiste en général, bien que digérée en certains points ; elle prend les ornements fibreux caractéristiques, mais ordinairement en moins grand nombre. Parfois les cellules de l'assise nourricière résistant au mycélium s'accolent par places à l'assise mécanique et en prennent ou non les caractères (fig. 17, *c. n.*). Le connectif subit aussi une digestion dans la région qui borde les sacs polliniques, et où ne se différencient pas de cellules fibreuses.

***Saponaria officinalis* L.**

Attaqué par l'*Ustilago Antherarum* Tul.

Comme pour le *Lychnis dioica* les boutons attaqués sont reconnaissables à ce qu'ils sont renflés dans la partie correspondante aux anthères ; l'entre-nœud sépalopétalaire est très raccourci.

Les spores remplacent les cellules mâles par digestion, et la marche générale du phénomène n'est pas différente de ce qu'elle est pour le *Lychnis*; mais il arrive souvent de plus que les cellules qui sont en dessous de l'assise mécanique prolifèrent par endroits; on peut ainsi compter en dessous de l'épiderme jusqu'à 6 assises de cellules qui ont pris les caractères de cellules de parenchyme et qui sont restées inattaquées par le mycélium; cette division semble être une tentative de résistance à l'invasion du parasite.

Les cellules épidermiques et sous-épidermiques prennent ordinairement des formes différentes de celles qu'elles possèdent à l'état normal; les cellules épidermiques, au lieu d'être légèrement papilleuses, s'aplatissent beaucoup (leurs dimensions sont $45 : 15 \mu$ au lieu de $30 : 25 \mu$); les cellules de l'assise mécanique, dont les ornements sont bien moins développés, sont plus petites (en moyenne $20 : 12 \mu$ au lieu de $40 : 18 \mu$).

***Dianthus sinensis* L. (double).**

Attaqué par l'*Ustilago Antherarum* Tul.

J'ai rencontré aussi cette Ustilaginée sur des fleurs doubles d'Oeillet, où les anthères n'étaient pas seules attaquées, mais aussi les carpelles. Tous les sacs polliniques étant remplis de spores, apparaissent très nettement sur le bord des anthères pétaloïdes, alors même qu'ils y sont très peu développés. Comme pour la Saponaire, on constate une multiplication des cellules formant la paroi des sacs polliniques. Les carpelles sont envahis dans le voisinage des placentas; il se forme par la digestion des cellules d'assez grandes cavités où se forment les spores; le mycélium peut même envahir les ovules; les cellules à son contact hypertrophient beaucoup leur noyau; elles se cloisonnent assez activement dans certains cas et s'allongent beaucoup, perpendiculairement au contour de la région attaquée; elles peuvent aussi périr et présenter les mêmes phénomènes que,

dans certains cas, les cellules mères des grains de pollen du *Lychnis*.

Il est intéressant de remarquer que dans ces fleurs doubles, l'attaque de l'*Ustilaginée* est moins localisée et que les organes femelles sont envahis.

***Knautia arvensis* Coult.**

Attaqué par l'*Ustilago Flosculorum* Tul.

(Pl. VI, fig. 18).

Les fleurs envahies sont très renflées à l'état de boutons et ceux-ci deviennent très saillants sur le capitule. Leurs anthères attaquées sont celles qui m'ont présenté le plus nettement les phénomènes de digestion des cellules internes des sacs polliniques; le mycélium pénètre entre les parois des cellules, les dissocie, digère ces parois, puis le protoplasma et le noyau, ce dernier perdant son contour et se reconnaissant longtemps à des traînées irrégulières de chromatine (*c.m.*), qui disparaissent à leur tour. L'assise mécanique est surtout développée vers la fente de déhiscence; dans les régions plus voisines du connectif, elle ne forme ordinairement pas ses ornements lignifiés, ou fort peu pour chaque cellule, et seulement dans des cellules isolées; elle peut être aussi digérée et la paroi réduite à l'épiderme. Les ovules sont fécondés et les graines se développent toutes normalement.

***Scabiosa Succisa* L.**

Attaqué par l'*Ustilago Succisæ Magnus*.

Les modifications extérieures sont les mêmes que pour le *Knautia*. Ce qui distingue l'attaque de cette plante est l'époque relativement tardive à laquelle elle se produit; on retrouve en effet au milieu des spores mûres des grains de pollen réduits à leur membrane; le mycélium ne s'est développé qu'aux dépens des cellules nourricières qui devaient servir à la formation des grains de pollen. La paroi est formée, beaucoup plus régulièrement que dans les cas

précédents, par une assise épidermique et une assise mécanique à ornements moins nombreux; la digestion de cette dernière n'a pu se produire, parce que ses cellules étaient bien différenciées et que leur paroi épaisse a résisté à l'attaque du mycélium.

Ces exemples de castration parasitaire seront, parmi ceux que nous rencontrerons dans ce travail, les seuls où le parasite se développe aux dépens des cellules sexuelles elles-mêmes, auxquelles il substitue ses organes reproducteurs; nous avons à faire ici, comme dans le cas de l'attaque des ovaires de Graminées par des *Claviceps*, à une castration parasitaire *directe*, au sens où l'a définie M. Giard.

DEUXIÈME PARTIE

ZOOCÉCIDIES

CHAPITRE QUATRIÈME

CÉCIDIES FLORALES PRODUITES PAR DES APHIDES.

Il existe de nombreux mémoires ou notes de Systématique concernant les cécidies florales produites par des Aphides, mais n'intéressant que très indirectement notre sujet. Le seul mémoire qui s'y rapporte est celui de Peyritsch (1) qui donne les résultats qui lui ont été fournis par différentes espèces d'*Arabis*, infestées artificiellement par un Puceron ; il a montré que des phénomènes de virescence pouvaient être produits par ces animaux dans les fleurs où ils vivent.

***Arabis sagittata* D. C.**

Attaqué par un *Aphis*

(Planche IX).

Les pieds d'*Arabis sagittata* attaqués par ce Puceron changent complètement d'aspect ; alors que les pieds sains (Pl. IX, fig. 1) ont un axe florifère très allongé, portant peu de rameaux secondaires, garni dans sa partie inférieure, où les fleurs sont fanées, de longues siliques, dans sa partie supérieure de fleurs et de boutons à sépales verts et à pétales blancs, les individus attaqués (Pl. XI, fig. 2), possèdent un axe florifère beaucoup plus court dont les nœuds sont très rapprochés et dont les rameaux secondaires prennent une grande importance ; toutes les fleurs de l'axe principal et

(1) Peyritsch, *Zur Ätiologie der Chloranthien einiger Arabisarten* (Pringsh. Bot., 1881, XIII, p. 1-22).

des axes secondaires s'épanouissent au même niveau, leurs pédoncules allongés et sinueux s'entremêlent ; leur ensemble, au lieu de former l'inflorescence élançée, grêle, que l'on connaît à cette espèce, donne une masse globuleuse, souvent colorée en rouge violacé, dans laquelle vivent les Pucerons ; lorsque la plante est attaquée de bonne heure, cette inflorescence compacte peut être entourée par les feuilles radicales et l'individu mesure à peine 8 centimètres de haut, les individus sains atteignant jusqu'à 60 centimètres. La coloration que nous venons de signaler comme se développant sous l'influence du Puceron, apparaît sur la tige, les feuilles et toutes les parties florales, surtout chez les individus exposés au soleil.

Une autre modification générale consiste dans le développement de nombreux poils sur toutes les parties attaquées ; la tige et la feuille qui normalement portent des poils simples, assez clairsemés, deviennent très garnis de ces mêmes poils et de quelques autres à deux branches, ordinairement dans le prolongement l'une de l'autre (poils en T) ; les sépales en sont à l'ordinaire complètement dépourvus ; les pétales sur leurs bords (Pl. IX, fig. 12), les filets et surtout les carpelles sont garnis sur toute leur surface des deux sortes de poils, mais avec prédominance de ceux de la seconde catégorie (*p.*).

Les fleurs restent beaucoup plus longtemps épanouies que les fleurs normales ; quand la silique se développe comme à l'ordinaire, les sépales, pétales et étamines ne sont pas flétris alors que la silique a atteint sa taille définitive (Pl. IX, fig. 4), et lorsque ces organes se flétrissent ils restent cependant adhérents au réceptacle.

Les sépales changent peu de forme ; ils s'allongent dans une faible proportion ; les pétales au contraire peuvent atteindre une longueur double de leur longueur normale ; ils acquièrent souvent un onglet net, leur nervation se complique légèrement, leur surface devient irrégulièrement ondulée ; les étamines allongent beaucoup leurs filets, et les anthères sont toujours atrophiées, indéhiscentes ; tous ces

organes sont très étalés (Pl. IX, fig. 5) alors que dans les fleurs saines (Pl. IX, fig. 3) le calice est dressé, ne laisse dépasser que la partie terminale des pétales et que les anthères sont à peine apparentes en dehors de la fleur. La silique attaquée devient plus courte et plus large (Pl. IX, fig. 6) et va en se renflant de la base à l'extrémité au lieu d'être parfaitement cylindrique.

Étudions maintenant les modifications anatomiques. Les sépales attaqués ont leurs deux épidermes tout à fait semblables et constitués, comme l'épiderme externe des sépales sains, par des cellules aussi épaisses que larges, celles de l'épiderme interne étant très aplaties; les ornements denticulés qui existent sur la cuticule des cellules épidermiques externes des sépales sains ne s'observent pas dans les sépales attaqués; ces derniers atteignent jusqu'à 50μ d'épaisseur au lieu de 30μ ; leur parenchyme, beaucoup plus lacuneux, est formé de cellules arrondies très riches en chlorophylle; le nombre des assises reste le même.

Les pétales offrent des transformations très analogues (Pl. IX, fig. 7 et 8); les épidermes deviennent semblables à ceux des sépales, alors que les pétales sains ont un épiderme papilleux; les ornements cuticulaires disparaissent aussi; le parenchyme devient également très lacuneux et la chlorophylle apparaît dans cet organe qui n'en contient pas normalement; le nombre des vaisseaux ligneux augmente, ainsi que celui des cellules parenchymateuses, dans les faisceaux.

Les étamines n'offrent pas trace de tissu mécanique; les cellules mères des grains de pollen sont ordinairement arrêtées très tôt dans leur évolution (Pl. IX, fig. 10, *c.m.*), et dans toutes les cellules du connectif peuvent se former des grains de chlorophylle.

La paroi des carpelles a ses deux épidermes plus aplaties, toutes les assises deviennent semblables et il n'apparaît aucune indication du tissu sclérenchymateux de déhiscence, à

cellules très petites, qui se forme dans les carpelles sains en dehors de l'épiderme interne. Le funicule des ovules (Pl. IX, fig. 13 et 14) peut acquérir une grande longueur ($2^{\text{mm}}, 1/2$ au lieu de $1/2^{\text{mm}}$) et se replie irrégulièrement dans la cavité carpellaire qui est beaucoup plus vaste ; il contient de la chlorophylle, ainsi que les téguments ; l'ovule peut présenter tous les intermédiaires entre l'ovule ordinaire et un ovule orthotrope ; toutes les cellules du funicule, des téguments, de la paroi médiane de la cavité carpellaire s'hypertrophient beaucoup (leurs dimensions sont au moins doublées). Le sac embryonnaire se forme, mais ses noyaux meurent le plus souvent sans qu'il y ait de fécondation.

Nous venons de signaler les modifications anatomiques présentées par les organes les plus transformés ; il est presque inutile d'ajouter qu'on trouve tous les intermédiaires entre ces organes et les mêmes à l'état sain.

En résumé, les principales modifications présentées par l'*Arabis sagittata* sous l'influence d'*Aphis Sp.* sont :

1° *L'apparition de poils* d'une forme particulière sur tous les organes ;

2° *Une coloration* due au suc cellulaire des cellules épidermiques ;

3° *Une vie plus longue* des organes floraux ;

4° *L'hypertrophie des cellules*, sans augmentation du nombre de leurs assises ;

5° *La transformation du parenchyme* différencié d'une manière variée dans les différents organes, en un tissu partout identique ;

6° *La mort des cellules sexuelles.*

Capsella Bursa-pastoris Mönch.

Attaqué par l'*Aphis Sp.*

(Pl. X, fig. 11 et 12).

Ce Puceron se tient sur les axes florifères ; dans la région attaquée par les individus groupés en masse l'axe se renfle légèrement, les entre-nœuds se raccourcissent beaucoup ; l'axe,

les pédoncules floraux et les bords des sépales présentent une coloration rouge violacée, la même que celle qui apparaît chez la même plante sous l'influence du *Cystopus candidus* et qui est due au suc cellulaire de cellules épidermiques. Les pédoncules floraux et les sépales peuvent devenir assez poilus, alors qu'ils sont presque complètement glabres à l'état normal. Les fleurs les plus modifiées s'épanouissent mal; les pétales ni les étamines n'apparaissent en dehors du calice; le pistil seul se développe et se trouve souvent légèrement déformé; la plupart des fleurs conservent leur aspect ordinaire.

Ces modifications de forme peu importantes sont accompagnées de transformations anatomiques relativement plus considérables. Les sépales (Pl. X, fig. 11 et 12), qui mesurent à l'état sain environ 30 μ d'épaisseur entre les nervures et 50 μ au niveau de la nervure médiane, acquièrent une épaisseur à peu près constante de 100 μ ; les cellules épidermiques externes sont très agrandies, beaucoup plus en proportion que les internes. Au lieu de deux assises de cellules parenchymateuses sans lacunes, on compte dans le limbe, entre les nervures, quatre assises de cellules séparées par de grands méats et très riches en chlorophylle. Les pétales présentent les mêmes modifications, et de la chlorophylle apparaît dans leur parenchyme.

Les étamines des fleurs les moins modifiées ont leur structure et leur fonction normales; mais, dans les fleurs les plus attaquées, les grains de pollen n'arrivent pas à leur constitution définitive; ils peuvent différencier en partie leur membrane, mais leur protoplasma s'appauvrit; l'assise sous-épidermique ne devient pas assise mécanique et elle contient, comme l'épiderme et tout le parenchyme du connectif et du filet, des grains de chlorophylle. L'arrêt de développement peut se produire plus tôt, les sacs polliniques peuvent être formés simplement par l'assise épidermique, en dessous de laquelle toutes les cellules ont péri avant leur différenciation; dans ce cas la cavité est remplie par une masse proto-

plasmique où on peut à peine distinguer les différents noyaux.

La paroi des carpelles garde sa structure ordinaire, la cloison de séparation de la cavité ovarienne peut présenter une hypertrophie analogue à celle qu'on observe chez l'*Arabis sagittata*; les ovules se développent normalement et ce n'est que très rarement que les grains n'arrivent pas à leur formation; les siliques restent seulement plus petites que les saines.

***Sinapis arvensis* L.**

Attaqué par l'*Aphis* *Sp.*

(Planche XI, fig. 1 à 7).

J'ai rencontré à Presles (Seine-et-Oise) un grand nombre de pieds de *Sinapis arvensis* qui sous l'influence d'un Puceron, non dénommé par les cécidologues, présentent des modifications morphologiques et anatomiques très considérables (Pl. XI, fig. 1). L'axe floral augmente beaucoup son diamètre; les fleurs offrent des phénomènes de virescence dans lesquels on peut reconnaître les degrés suivants :

1° Les sépales, au lieu de rester dressés, grandissent et s'étalent à peu près horizontalement, en acquérant un onglet plus ou moins net, les pétales élargissent au contraire leur onglet et prennent à peu près la même forme que les sépales; à leur coloration jaune se mêle une teinte verte; les étamines gardent leur aspect normal, le pistil s'aplatit perpendiculairement à la cloison et son contour devient ovale.

2° Les sépales et les pétales sont étalés comme dans le premier cas et complètement verts; on constate une réduction dans la longueur du filet et l'atrophie des grains de pollen dans les anthères; la forme que nous avons signalée pour le pistil s'exagère, il devient très aplati et sa paroi plissée lui donne un aspect vésiculeux (Pl. XI, fig. 2, c.); sur le placenta s'insèrent de petits organes foliacés, également verts, qui représentent les ovules. Dans tous les degrés suivants de transformation, les sépales, pétales et étamines restent ce qu'ils sont dans le second.

3° Il naît à l'intérieur de chaque cavité ovarienne et à l'aisselle du carpelle correspondant un rameau sur lequel se développent plusieurs fleurs restant à l'état de boutons.

4° Puis l'axe de la fleur s'allonge entre l'androcée et le pistil, et les carpelles se trouvent portés par un long pédoncule ayant jusqu'à 3 centimètres (Pl. XI, fig. 3. *t.*); de plus ils se séparent par leur partie terminale et restent soudés à leur base; ils laissent apercevoir entre eux un paquet de boutons.

5° Les carpelles peuvent enfin s'individualiser complètement et prendre l'aspect de deux feuilles dentées, l'axe floral se continue au-dessus d'elles et à l'aisselle de chacune naît, soit une fleur, soit un rameau floral secondaire (Pl. XI, fig. 9).

6° Dans d'autres fleurs, au-dessus des carpelles complètement transformés en feuilles indépendantes, se trouve un carpelle nouveau, fermé; ou bien l'axe se prolonge au-dessus comme au-dessous des carpelles virescents et se trouve terminé par une fleur analogue à celle du premier cas considéré; cette fleur peut à son tour offrir les autres degrés de transformation, et on peut avoir ainsi deux ou trois fleurs superposées sur le même axe, où les feuilles carpellaires se trouvent à peu près également éloignées de la fleur à laquelle elles appartiennent et de la fleur supérieure.

Modifications anatomiques. — 1. *Calice.* — Les sépales, qui à l'état sain ont une épaisseur d'environ 80 μ et sont constitués par un épiderme extérieur à très grosses cellules, un épiderme interne à cellules fortement aplaties, entre lesquels existe un parenchyme lacuneux (environ 6 assises) sans régions différenciées, prennent des caractères tout autres; leur épaisseur est de 200 μ ; les deux épidermes deviennent à peu près semblables, leurs caractères étant intermédiaires à ceux que nous venons de donner pour les deux épidermes des sépales sains; le parenchyme de la face externe, devenue inférieure, reste lacuneux; les trois autres assises, celles de la face supérieure, forment un tissu en palissade des.

mieux caractérisés; le nombre des assises peut augmenter, et dans certains cas il existe jusqu'à 6 assises palissadiques. Les faisceaux libéro-ligneux sont beaucoup plus développés; les vaisseaux ligneux, un peu plus nombreux (6 à 7 au lieu de 4 à 5), sont séparés par des cellules de parenchyme, alors qu'ils sont étroitement accolés dans les sépales sains; c'est surtout le conjonctif qui prend un grand développement; à la partie inférieure et supérieure des faisceaux il forme une plage de collenchyme; enfin au niveau des nervures les deux épidermes sont constitués par des cellules beaucoup plus grandes, dont les parois sont considérablement épaissies. Ces différents caractères acquis sous l'action du Puceron, à part la formation de collenchyme dans les nervures, sont sensiblement ceux de la feuille saine. Cette dernière ne contient pas de cellules spéciales; les sépales sains en présentent une au niveau de chaque nervure et une entre deux nervures voisines; les sépales modifiés peuvent avoir à ce point de vue, suivant le degré de leur transformation, les caractères des sépales sains ou des feuilles.

2. *Corolle* (Pl. XI, fig. 7). — Il se produit une augmentation dans le nombre des assises du limbe pétalaire (8 au lieu de 5), dont l'épaisseur double; les épidermes cessent d'être papilleux, le parenchyme qui est lacuneux dans toutes ses parties acquiert de la chlorophylle (*p. ch.*); les nervures s'accroissent, le nombre des vaisseaux ligneux augmente et nous retrouvons les deux plages de collenchyme (*c*) que nous venons de voir se développant dans les sépales; la plage correspondant à la face inférieure peut rejoindre l'épiderme correspondant; les cellules épidermiques prennent les mêmes caractères que dans les sépales au niveau des nervures.

Dans leur virescence, les pétales n'acquièrent pas, comme les sépales, les caractères de la feuille; je n'y ai jamais observé de tissu palissadique; nous rencontrons un exemple de deux organes dont les caractères extérieurs deviennent tout à fait semblables, mais qui restent nettement différents par leur constitution anatomique; une même action trans-

forme plus facilement en feuille un sépale qu'un pétale; cela peut tenir à ce que le sépale étant extérieur subit plus jeune l'action du parasite, mais surtout à ce que le sépale offre une constitution anatomique moins éloignée que celle du pétale de la constitution de la feuille.

3. *Étamines*. — Rarement les étamines restent normales, avec anthères bien constituées. Le plus souvent les grains de pollen n'atteignent pas leur complet développement et on retrouve ici tous les états d'atrophie des sacs polliniques que nous avons eu l'occasion de signaler plusieurs fois; l'assise mécanique ne se développe pas du tout ou quelquefois seulement par régions irrégulièrement disposées. Le connectif acquiert de la chlorophylle ainsi que le filet, dont le faisceau devient plus gros et plus riche en vaisseaux ligneux. Quelques étamines ont un ou deux de leurs sacs polliniques externes prolongés par une lame foliacée dont le parenchyme a partout la même constitution.

Ces transformations de l'étamine nous sont déjà familières et ne font que confirmer la généralité de ce mode d'atrophie des organes mâles. Il n'en est pas de même des phénomènes présentés par certaines autres étamines; ces dernières sont arrêtées très jeunes dans leur développement et à l'intérieur de leurs sacs polliniques, on ne trouve souvent même plus trace des cellules mères. La paroi de ces sacs polliniques peut, elle aussi, au moins en partie, subir une dessiccation, par suite de la mort de ses cellules; il en est de même du tissu qui sépare les deux sacs polliniques; enfin l'atrophie des cellules peut se propager au connectif, et on voit certaines bandes formées de tissu mort reliant les sacs polliniques au faisceau libéro-ligneux et pouvant entourer ce dernier; c'est le commencement d'une dessiccation de l'anthère, que nous avons constaté se produire complètement dans l'attaque du *Papaver Rhæas* par le *Peronospora arborescens*. Mais alors que dans ce cas l'étamine ne réagissait nullement, il se produit ici un tissu de cicatrisation (Pl. XI, fig. 5, 6, p.s.) par la division répétée des cellules bordant la région atteinte, di-

vision s'effectuant par des cloisons parallèles au contour de cette région ; on peut observer un tel cloisonnement jusque dans la paroi externe des sacs polliniques.

4. *Pistil*. — Les feuilles carpellaires qui sont devenues indépendantes et virescentes offrent, comme les sépales attaqués, une constitution très analogue à celle de la feuille : leur parenchyme est nettement divisé en une zone palissadique (3 assises) et une zone lacuneuse. Les nervures principales acquièrent les mêmes caractères que celles des sépales (épidermes à parois épaisses, collenchyme dans les faisceaux). Lorsque les feuilles carpellaires restent en partie soudées, chaque bord placentaire se prolonge à l'intérieur en une petite lame foliacée munie de faisceaux libéro-ligneux et venant s'accoler contre la partie externe du carpelle ; les deux carpelles sont unis par une bande parenchymateuse issue de la face libérienne de chaque carpelle au niveau des grosses nervures qui, par leur réunion, forment la nervure placentaire de l'ovaire normal ; de cette disposition il semble résulter que les carpelles ne sont pas accolés immédiatement par leurs bords, mais par une région située à quelque distance de ces bords, le tissu qui se trouve en dedans de cette région constituant le placenta.

En résumé, les modifications introduites par l'*Aphis Sp₁*. dans l'appareil floral du *Sinapis arvensis*, sont :

I. *Changements dans la morphologie extérieure :*

1° Virescence de tous les organes (l'étamine seule présente de rares cas de phyllodie partielle) ;

2° Allongement de l'axe floral au-dessous et au-dessus des carpelles.

II. *Changements dans la structure anatomique :*

1° Les sépales et les carpelles prennent une constitution voisine de celle de la feuille ;

2° Les pétales acquièrent un tissu chlorophyllien, mais différent de celui de la feuille ;

3° Grand développement du conjonctif dans les faisceaux

des sépales, pétales, filets, carpelles et apparition de collenchyme;

4° Atrophie, selon le mode ordinaire, des sacs polliniques;

5° Formation d'un tissu de cicatrisation dans les anthères.

***Sinapis arvensis* L.**

Attaqué par l'*Aphis* *Sp.*₂.

(Planche X, fig. 1 à 10).

Sous l'action d'un Puceron, qui doit être différent du précédent, mais dont je n'ai retrouvé, sur les échantillons observés, que les mues et que je n'ai pu déterminer, la même plante subit des modifications très sensiblement différentes de celles que nous venons de décrire et consistant dans une virescence complète de tous les organes floraux. Le port de la plante est méconnaissable et il suffira de se reporter aux fig. 1 (inflorescence saine) et fig. 2 (inflorescence attaquée) pour se faire une idée de cette profonde altération.

Dans les fleurs les plus modifiées tous les organes se présentent sous forme de feuilles garnies de nombreux poils épineux, et, à l'aisselle de ces feuilles, à quelque cycle qu'elles appartiennent, peuvent naître des rameaux (Pl. X, fig. 3), se terminant par un bouquet de feuilles analogues aux précédentes, représentant une fleur secondaire, mais dans laquelle il est souvent difficile de retrouver le type floral normal.

Les sépales se transforment en feuilles ovales, larges, acuminées à leur extrémité, les pétales en feuilles étroites et plus courtes.

Les étamines deviennent stériles et quelques poils se développent sur leurs filets et leurs anthères; la région correspondante à la ligne de déhiscence se creuse et les sacs polliniques font saillie de chaque côté (Pl. X, fig. 4 et 5); ils sont garnis sur leurs bords de longs poils; les émergences qu'ils forment ainsi de chaque côté deviennent compactes, vertes, puis, celles qui correspondent aux sacs polliniques internes venant à disparaître, on passe à la forme d'une feuille

analogue à celles qui proviennent de la transformation des sépales et des pétales.

On observe assez souvent des dédoublements de pétales et d'étamines. Le pistil subit aussi une virescence, les deux carpelles s'écartant à partir de leur région stigmatique, en même temps que l'entre-nœud stamino-carpellaire s'allonge; on observe aussi quelquefois l'allongement de l'entre-nœud sépalo-pétalaire. Les nectaires disparaissent dans les fleurs virescentes.

Les modifications anatomiques correspondantes consistent en ce que tous les organes virescents prennent la constitution de la feuille.

Les sépales et les pétales (Pl. X, fig. 6 et 7) perdent leurs différenciations particulières pour acquérir la structure foliaire; leurs épidermes deviennent semblables; de plus leurs faisceaux acquièrent, comme dans le cas précédent, des massifs de collenchyme dans leurs régions supérieure et inférieure.

Les étamines complètement transformées en feuilles possèdent la même structure.

Celles qui sont le moins modifiées peuvent offrir du parenchyme secondaire (*p. s.*) dans le faisceau de leur filet et de leur connectif (Pl. X, fig. 10); dans tous les cas où j'ai observé l'existence de ce parenchyme, les cellules de parenchyme primaire bordant le faisceau présentaient des phénomènes de régression et de dessiccation; il semble que le tissu qui apparaît alors soit un tissu de cicatrisation destiné à protéger l'appareil vasculaire. Les sacs polliniques dépourvus d'assise mécanique ne contiennent à leur intérieur que les cellules mères ou des tétrades arrêtées dans leur développement (Pl. X, fig. 8). Puis on ne voit plus trace de cellules sexuelles, un tissu en palissade se forme dans le renflement correspondant à chaque sac pollinique et des faisceaux accessoires, d'abord disposés en cercle, y font leur apparition. Nous sommes en présence de phénomènes que nous avons déjà eu l'occasion de décrire chez la même plante attaquée

par le *Cystopus candidus* et que nous retrouverons encore plus loin; nous n'y insistons pas davantage ici.

Les carpelles virescents acquièrent sur leur face interne un tissu palissadique, avant même que la cavité carpellaire soit ouverte; de même la face interne peut porter des poils à l'intérieur de la cavité ovarienne; ces différenciations s'opèrent donc telles qu'elles se rencontrent dans les feuilles normales.

En résumé, aussi bien au point de vue morphologique qu'au point de vue anatomique tous les organes floraux se transforment en feuilles.

***Silene inflata* Sm.**

Attaqué par l'*Aphis Cucubali* Passerini

(Pl. XI, fig. 8 et 9).

Les pieds de *Silene inflata* attaqués par l'*Aphis Cucubali* se reconnaissent aisément au premier aspect; les derniers entre-nœuds sont excessivement raccourcis et au lieu d'être lâche l'inflorescence est très ramassée; toutes les fleurs sont les unes contre les autres, entourées par les feuilles des nœuds terminaux qui ont pris un grand développement.

Les Pucerons se tiennent entre les fleurs et à leur intérieur.

Le calice devient irrégulièrement bosselé, ses dents sont inégales; il n'est jamais aussi renflé à la base qu'à l'état sain et ne s'ouvre pas ou incomplètement; ses nervures sont très accentuées. L'entre-nœud sépalo-pétalaire qui est normalement assez long devient très court ou même tout à fait nul. Les pétales restent inclus à l'intérieur du calice, leur onglet est plissé, leur limbe se maintient étroit et court. Les étamines, dont le filet dépasse dans les fleurs saines le calice, sont très réduites de longueur et portent des anthères atrophiées; les sacs polliniques se terminent à leur base par une partie rétrécie, conique, de chaque côté du filet, qui est épaissi. L'ovaire acquiert une forme très irrégulière et sa paroi peut être fortement ondulée.

Toutes ces modifications morphologiques sont accompagnées de changements anatomiques qui sont sensiblement les mêmes pour les sépales, les pétales, le filet, la paroi de l'ovaire et que je ne décrirai que pour les sépales. Le limbe de ceux-ci double à peu près d'épaisseur, lorsqu'ils sont attaqués; dans l'intervalle des faisceaux, les sépales sains (Pl. XI, fig. 8) sont constitués par un parenchyme excessivement lacuneux formé de cellules allongées et délimité par deux épidermes à grosses cellules. Dans les sépales attaqués (Pl. XI, fig. 9) cette région reste lacuneuse, mais les lacunes sont beaucoup moins développées par rapport aux cellules qui sont plus grosses et se rapprochent plus de la forme sphérique (elles mesurent environ $40\ \mu$ sur $35\ \mu$ au lieu de $30\ \mu$ sur $8\ \mu$); les cellules épidermiques gardent leur forme, mais leurs dimensions sont doublées. On remarque dans le parenchyme des sépales attaqués de nombreuses et grosses macles d'oxalate de chaux qui n'existent pas dans les sépales sains ou bien y sont moins répandues et plus petites.

C'est dans la région des nervures que le limbe présente les plus grandes modifications. Les faisceaux correspondant aux nervures principales et secondaires ont à peu près le même développement dans les sépales sains; ils augmentent tous dans les sépales attaqués, mais les faisceaux principaux relativement beaucoup plus que les autres. Les faisceaux normaux sont délimités par un endoderme peu net contenant quelques grains de chlorophylle; on y compte une dizaine de vaisseaux ligneux et, en dehors du bois et du liber, quelques cellules parenchymateuses représentant le péricycle. Dans les faisceaux des sépales attaqués l'endoderme forme une assise circulaire très nette, constituée par des cellules dépourvues de chlorophylle; les vaisseaux ligneux peuvent être au nombre de vingt-cinq; le péricycle est beaucoup plus développé et ses cellules, épaississant beaucoup leur paroi, forment un massif collenchymateux en dehors de lui, et un autre plus important en dehors du liber; enfin il

peut apparaître un méristème secondaire entre le liber et le bois du faisceau.

Les anthères des fleurs attaquées sont toujours indéhiscentes, jamais l'assise mécanique ne se différencie; lorsque les grains de pollen arrivent à se former, cette assise existe sans épaisissements lignifiés et souvent ses cellules se dessèchent, leurs parois s'accolant contre l'assise épidermique; le parenchyme du connectif est pourvu de grains de chlorophylle et de cristaux maclés d'oxalate de chaux qui ne se rencontrent jamais dans les anthères saines. Les grains de pollen sont réduits à leur membrane; l'exine est beaucoup plus épaisse que normalement, les pores sont aussi très accentués, les grains de pollen sont complètement semblables à ceux qui avortent dans les anthères saines. Les sacs polliniques peuvent être arrêtés plus tôt dans leur développement, et se réduire à une région étroite, complètement desséchée, qui borde de chaque côté le connectif.

Les ovules sont bien développés; ils ne peuvent être fécondés, alors que leur constitution le leur permettrait, puisque les anthères des fleurs auxquelles ils appartiennent sont stériles et que, d'autre part, il ne peut exister de fécondation croisée pour ces fleurs à calice presque fermé.

En résumé:

1° *Toutes les cellules sont agrandies;*

2° *Il apparaît du collenchyme et du tissu secondaire dans les nervures;*

3° *Les cristaux d'oxalate de chaux sont plus nombreux dans les organes où ils existent normalement; ils apparaissent dans des organes qui n'en contiennent pas normalement (connectif);*

4° *Des grains de chlorophylle apparaissent dans le filet et le connectif des anthères;*

5° *Les sacs polliniques sont atrophiés.*

***Cerastium vulgatum* L.**

Attaqué par l'*Aphis Cerastii* Kalttenbach.

Plusieurs espèces de *Cerastium* sont déformées, d'une manière très analogue, par un Puceron, l'*Aphis Cerastii*; j'ai observé en particulier les transformations que subit le *Cerastium vulgatum* L. par le fait de cet Hémiptère.

Le port de la plante est profondément altéré; les derniers entre-nœuds sont épaissis et fortement raccourcis; les feuilles correspondantes s'allongent et surtout s'élargissent; en particulier, les deux feuilles qui se trouvent à la base des paquets de fleurs terminaux, au lieu de rester étroites, lancéolées, deviennent très concaves et enveloppent complètement l'ensemble des fleurs, quand ces dernières n'avortent pas tout à fait.

Les boutons, normalement coniques, deviennent globuleux en se renflant; les sépales, comme les feuilles, s'élargissent et deviennent concaves, cette transformation étant d'autant plus marquée que les sépales sont plus externes; les organes internes de la fleur sont au contraire considérablement réduits; les pétales ne sont plus représentés que par de toutes petites lames ou font défaut tout à fait; les étamines à filets fort courts ont des anthères atrophiées, desséchées; de même, le pistil reste fort petit et se dessèche de bonne heure.

Au point de vue de la constitution anatomique, il faut également distinguer :

1° Les feuilles et les sépales qui réagissent, les feuilles perdant leur tissu en palissade, les sépales leur épaisse cutine, etc.

2° Les pétales, les étamines et les carpelles, qui ne modifient pas leurs tissus, mais subissent une atrophie de leurs cellules amenant la dessiccation signalée. C'est ainsi que les pétales peuvent se trouver réduits, dans certaines régions, à leurs assises épidermiques, toutes les autres étant mortes, et même à leur épiderme externe; ce sont les épidermes et

les faisceaux qui résistent le plus longtemps. Les étamines subissent la même dessiccation, alors que les grains de pollen sont déjà atrophiés; ces derniers se forment, mais restent bientôt réduits à leur membrane. La dessiccation, dans le pistil, commence généralement par celle des ovules, à partir de la région micropylaire.

Nous observons ici des phénomènes rappelant tout à fait ceux qui se passent dans le *Ranunculus bulbosus* et différentes espèces de *Papaver* sous l'action de *Peronospora*, phénomènes dont la caractéristique est l'absence totale de réaction de la part des organes.

Valerianella Auricula D.C.

Attaqué par le *Trioza Centranthi* Vall.

(Pl. XI, fig. 10 à 15).

Sous l'action de ce Puceron, plusieurs espèces de *Valerianella*, ainsi que le *Centranthus ruber*, prennent un aspect très caractéristique que nous décrirons chez le *Valerianella Auricula*. On sait que les tiges de cette plante, à l'état sain, se ramifient dichotomiquement dans leur partie supérieure, les branches de cette dichotomie étant très allongées et les dernières portant à leur extrémité un certain nombre de fleurs très petites, entremêlées d'étroites bractées; on a ainsi une inflorescence très lâche (Pl. XI, fig. 10) où les fleurs apparaissent à peine. Les pieds attequés sont plus ramassés; la division dichotomique n'est plus aussi évidente au premier aspect, parce que les branches en sont plus courtes et se trouvent dépassées par les feuilles à l'aisselle desquelles elles naissent; les derniers rameaux surtout, ceux qui portent les fleurs, sont très raccourcis, et l'ensemble des fleurs, dont chacune est très hypertrophiée, forme une masse globuleuse compacte, dans laquelle on a peine à reconnaître une inflorescence de Valérianelle (Pl. XI, fig. 11); c'est entre ces fleurs et leurs bractées, qui prennent aussi un grand développement, que vivent les Pucerons. Alors que le diamètre d'une fleur saine est de 1^{mm},5 celui des fleurs atta-

quées peut atteindre 15 millimètres. Comparons les caractères morphologiques des fleurs saines et attaquées.

Tous les verticilles de la fleur saine sont concrets dans leur partie inférieure qui comprend 3 loges carpellaires, une postérieure contenant un ovule et 2 latérales stériles; cette région ovarienne ellipsoïdale est surmontée par un bourrelet circulaire provenant de la partie libre des sépales soudés; ce bourrelet présente 5 dents correspondant aux sépales, 2 grandes postérieures et 3 autres plus petites, celles-ci pouvant à leur tour offrir des dents secondaires. En dedans de ce calice se trouve une corolle gamopétale en entonnoir à 5 lobes accentués; cette corolle, d'un rose lilacé, porte 3 étamines à filet dépassant légèrement les pétales. Le style unique est long et terminé par 3 stigmates fortement papilleux.

Dans les fleurs les plus attaquées (Pl. XI, fig. 12 à 15), le calice et la corolle atteignent des dimensions considérables, et c'est le calice qui prend le plus grand développement, à l'inverse de ce qui existe dans les fleurs normales; il s'étale, et sa face supérieure devient irrégulièrement convexe, ses bords se repliant; on distingue les cinq sépales à autant de lobes d'ordinaire inégalement développés; certains peuvent s'allonger beaucoup plus que d'autres et former une région étroite qui se recourbe en gouttière; ces lobes peuvent se réduire en nombre, certains se soudant entre eux complètement et ne se laissant distinguer que par la nervation. Entre cette forme, qui correspond à la plus grande transformation et le calice sain, on trouve tous les intermédiaires; on rencontre d'abord des formes qui ne diffèrent du calice normal que par leur régularité; les cinq dents sont égales, dressées, n'offrent plus de dents secondaires et sont, comme pour le calice sain, d'un vert foncé; puis, le calice devient plan et sa couleur verte plus pâle; à mesure qu'il s'hypertrophie davantage, il prend une teinte jaunâtre, la chlorophylle disparaissant, puis on observe une coloration violacée résultant de la formation d'un nouveau pigment.

La corolle acquiert les mêmes caractères morphologiques que le calice, mais reste toujours plus régulière; elle prend successivement des teintes vert lilacé, vert foncé, vert pâle, jaunâtre, jaune violacé, la chlorophylle apparaissant, puis faisant place au pigment que nous avons trouvé dans les calices les plus modifiés.

Le filet des étamines reste beaucoup plus court, les anthères dépassent à peine la gorge peu développée de la corolle. Le style s'épaissit, se creuse, prend la même couleur que le calice, les stigmates perdent leurs papilles et s'élargissent de façon que le style, normalement allongé et grêle, prend la forme d'une corolle en entonnoir à 3 lobes (Pl. XI, fig. 13).

Les loges stériles des carpelles peuvent s'individualiser en partie du reste de l'ovaire dans leur région supérieure, leur cavité se prolongeant de bas en haut et latéralement en une sorte de petit sac; dans d'autres cas, les 3 loges s'allongent et se rétrécissent, et la région ovarienne prend une forme grêle.

Au milieu des fleurs ainsi rendues méconnaissables, on remarque les bractées qui se sont allongées et élargies dans de grandes proportions, en même temps que leur surface a cessé d'être plane.

Examinons maintenant quelles sont les modifications anatomiques qui accompagnent ces changements morphologiques.

1. *Calice*. — Les cellules épidermiques, qui sont de forme et de dimensions différentes, suivant qu'elles appartiennent à l'une ou à l'autre face des sépales sains, deviennent semblables dans les sépales attaqués et s'hypertrophient beaucoup (30 μ au lieu de 18); le parenchyme reste composé exactement du même nombre d'assises, mais ses cellules s'agrandissent, les grains de chlorophylle, qui sont normalement très nombreux, deviennent rares ou même disparaissent complètement; les faisceaux ne se modifient pas sensiblement. L'épaisseur du calice, qui est normalement de

125 μ . environ, atteint à peu près 200 μ . dans le calice modifié; il n'y a pas de rapport entre cette augmentation dans l'épaisseur (3/8) et le développement considérable pris en longueur (10/1); les cellules se divisent activement sous l'influence des parasites, mais seulement sur leurs faces latérales; les mêmes phénomènes se passent pour les bractées, nous les retrouvons aussi chez les pétales.

2. *Corolle*. — Le parenchyme sain dans les régions comprises entre les nervures est constitué presque uniquement par les épidermes; entre eux se trouvent de rares cellules allongées formant un tissu très lacuneux; ces dernières cellules sont plus arrondies dans les pétales attaqués, et les épidermes sont plus écartés l'un de l'autre. De la chlorophylle peut apparaître jusque dans les cellules épidermiques; les faisceaux présentent dans quelques cas des formations secondaires, où des vaisseaux ligneux peuvent se différencier.

3. *Étamines*. — Le filet des étamines peut acquérir de la chlorophylle ainsi que le connectif; ses cellules épidermiques se prolongent en poils plus ou moins longs; ces poils existent d'ailleurs à la naissance de la corolle, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur; le style en présente aussi dans cette région basilaire. Les anthères ne contiennent jamais de grains de pollen bien constitués; le plus ordinairement, l'assise mécanique ne se différencie pas, les cellules épidermiques deviennent papilleuses et la cavité du sac pollinique est réduite à une fente étroite où sont logées quelques parois affaissées de grains de pollen; dans l'état de moindre modification, les cellules de l'assise mécanique présentent de rares épaississements, et la cavité pollinique offre des grains à contour normal, mais sans protoplasma. Toutes les cellules végétatives de l'anthère sont hypertrophiées comme partout ailleurs, les dimensions de celle-ci sont par suite accrues; il n'en est pas de même des grains de pollen, qui conservent toujours le même diamètre; ce fait ne doit pas nous étonner, les cellules végétatives subissant sous l'action du parasite

des modifications en rapport avec le nouveau rôle qu'elles doivent jouer, les cellules sexuelles étant au contraire incapables de s'adapter à de nouvelles fonctions, une fois que leur différenciation est commencée.

4. *Pistil*. — Le style offre les mêmes changements anatomiques que les autres organes, hypertrophie des cellules, sans augmentation du nombre des assises, apparition de chlorophylle; son diamètre vers la base peut atteindre un demi-millimètre au lieu d'un dixième. Au moment de la fécondation, la paroi externe de la loge fertile est constituée par un épiderme externe, une zone chlorophyllienne comprenant environ trois assises, une zone interne dépourvue de chlorophylle (environ deux assises), dont beaucoup de cellules contiennent un cristal d'oxalate de chaux, très large dans les assises externes, allongé dans les cellules internes, enfin par un épiderme interne à parois très épaisses. La paroi de loges stériles comprend les mêmes zones, mais la zone interne contient à peine quelques cristaux et l'épiderme interne est à parois minces. Dans les carpelles attaqués, la loge fertile a dans toute l'épaisseur de sa paroi des grains de chlorophylle, peu abondants du reste; la zone interne offre encore quelques cristaux, mais beaucoup plus petits; l'épiderme interne n'épaissit pas ses parois; il est tout à fait semblable à celui des loges stériles normales; la chlorophylle se répartit également dans toute l'épaisseur de la paroi des loges stériles attaquées; on n'y observe plus du tout de cristaux; les cellules de l'épiderme interne deviennent très volumineuses et sont papilleuses au lieu de rester pavimenteuses. En face de chaque faisceau du carpelle fertile, contre l'épiderme interne, il se différencie un paquet de cellules rappelant tout à fait les cellules de la plupart des sacs polliniques; c'est l'indication d'un tissu sclérenchymateux de déhiscence qui se développe dans toute la zone interne des loges saines.

L'ovule présente dans ses téguments la même hypertrophie des cellules, qui acquièrent aussi des grains de chlorophylle;

jamais ils ne développent d'embryon, leur sac embryonnaire s'atrophiant comme les sacs polliniques.

En résumé, sous l'action du *Trioza Centranthi*, les fleurs de Valérianelle subissent les principales modifications suivantes :

1° *Hypertrophie des cellules*;

2° *Augmentation du nombre des cellules* (surtout pour le calice et la corolle) dans tous les sens, excepté celui de l'épaisseur;

3° *Apparition de chlorophylle* dans des organes qui en sont normalement dépourvus (corolle, étamine, ovule).

D'une façon générale, les différents organes floraux perdent leurs différenciations spéciales et tendent à acquérir une même structure.

Torilis Anthriscus Gmel.

Attaqué par l'*Aphis Anthrisci* Kalt.

(Planche XII, fig. 1 à 15).

Peyritsch (1) a signalé chez le *Torilis Anthriscus* des phénomènes de virescence qui sont tout à fait semblables à ceux que nous avons observés de nombreuses fois dans la même plante, et que nous avons toujours vus se produire sous l'action d'un Puceron qui n'est pas signalé par les cécidiologues et qui me semble être l'*Aphis Anthrisci*; presque tout ce que nous allons décrire concernant les changements morphologiques a été signalé soit chez la même plante, soit chez d'autres appartenant à la même famille par Schimper, Engelmann, Cramer, Fleischer, Peyritsch; nous y revenons cependant pour les préciser en ce qui concerne le *Torilis Anthriscus* et pour étudier les transformations anatomiques qui les accompagnent.

1° *Changements produits dans la morphologie externe.* — Les

(1) Peyritsch, *Ueber Bildungsabweichungen bei Umbelliferen* (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch., LX, 1869).

plantes attaquées modifient complètement leur port; alors que l'inflorescence saine (Pl. XII, fig. 1) est élançée, munie de feuilles très petites, que les ombelles sont maigres et planes, les inflorescences qui hébergent les Pucerons (Pl. XII, fig. 2) se ramifient moins régulièrement; elles sont fortement ramassées, leurs feuilles prennent un grand développement, les ombelles sont fournies et deviennent sphériques; les feuilles inférieures peuvent être aussi attaquées; dans ce cas, elles cessent d'être planes pour se replier et prendre une surface très irrégulière; les figures 1 (inflorescence saine) et 2 (inflorescence attaquée) donneront, mieux que toute description plus détaillée, l'impression de ce profond changement survenu dans le port de la plante.

Si les auteurs qui ont signalé ces phénomènes de virecence ne les ont pas rapportés à l'action de Pucerons, c'est que le plus souvent, alors que les fleurs sont bien épanouies, les animaux qui les ont transformées viennent de quitter la plante; on ne reconnaît plus leur passage qu'à l'existence de mues plus ou moins nombreuses, qui restent attachées aux poils de la plante, surtout entre les fleurs; mais les Pucerons existent toujours sur l'hôte avant la complète floraison, et on peut constater dans ce cas, que les caractères de l'inflorescence sont modifiés comme nous venons de le dire, et que les fleurs en boutons offrent ces phénomènes de virecence qu'on a décrits avec plus ou moins de soin, sans les rapporter à une action parasitaire. Mes observations portent sur une centaine de pieds provenant de diverses localités et sur lesquels j'ai toujours constaté la présence du même Puceron, que je n'ai jamais observé par contre sur des individus ayant des caractères normaux.

Le plus souvent, les pieds attaqués se trouvaient à l'ombre et lorsque l'un d'eux, se trouvant par exemple dans une haie, avait une partie exposée au soleil et l'autre à l'ombre, garantie par d'autres plantes, cette seconde partie seule était infestée par les Pucerons.

Rappelons que les fleurs normales présentent un ovaire

infère globuleux; la partie adhérente du calice est hérissée de poils raides, courbés; de son sommet se détachent les parties libres des 5 sépales épineux analogues aux poils de la partie adhérente, la corolle avec ses 5 pétales larges, échancrés en leur milieu, d'un blanc rosé, les 5 étamines à long filet et les 2 styles.

On peut dans les fleurs attaquées distinguer 2 types, suivant que l'axe de la fleur ne se prolonge pas ou se prolonge au-dessus d'elle.

1. *L'axe floral ne se prolonge pas au-dessus de la fleur.* — Dans les fleurs les plus transformées toutes les parties deviennent virescentes; on observe toutes les transitions entre l'ovaire infère normal et des carpelles supères. L'ovaire gardant sa forme normale, les poils pluricellulaires qui hérissent sa surface deviennent moins nombreux, moins trapus et plus courts (Pl. XII, fig. 6); puis il s'allonge et ne présente plus que quelques poils unicellulaires semblables à ceux des feuilles; en même temps les styles prennent une apparence foliacée et les stigmates sont de moins en moins différenciés, ainsi que les nectaires qui se trouvent à la base des styles. Puis l'ovaire devient de plus en plus court, les styles virescents prenant au contraire un plus grand développement (Pl. XII, fig. 7), enfin les carpelles se séparent l'un de l'autre, et se trouvent transformés en deux lames vertes parfaitement indépendantes des autres organes floraux, qui sont également libres dès leur base (Pl. XII, fig. 8, a).

Les sépales perdent leur aspect épineux pour devenir foliacés et acquérir de la chlorophylle; mais ils restent toujours assez petits et étroits.

Les pétales présentent toutes les transitions entre l'aspect normal et celui d'une feuille complètement verte, couverte de poils unicellulaires, développés surtout sur les bords; cette feuille garde toujours l'échancrure médiane caractéristique des pétales.

Ce sont les étamines qui, en raison même de leur grande différenciation, présentent les plus grandes modifications, en

même temps que les plus variées. La moindre (Pl. XII, fig. 9) consiste dans l'allongement du filet qui se couvre aussi de nombreux poils épineux et devient vert; l'anthère, qui normalement est dans la direction du filet, forme un coude avec lui; elle devient triangulaire, plus ou moins verte et indéhiscence; puis dans la région correspondant à la fente de déhiscence normale elle se creuse, alors que les parties situées de chaque côté, correspondant aux sacs polliniques, se développent au contraire davantage, et on finit par observer (Pl. XII, fig. 10 et 11) des feuilles dont le pétiole correspond au filet, dont le limbe est formé d'une large lame l_1 correspondant aux sacs polliniques externes, et sur laquelle une lame secondaire l_2 , naissant dans la région de la nervure principale (connectif) et moins développée que la première, représente les sacs polliniques internes. Sur les bords épaissis de ces deux paires de lames, on remarque de nombreux poils. Puis la virescence s'accroissant encore davantage, la partie terminale de l'anthère se réduit à une seule lame, la lame secondaire n'étant plus développée qu'à la base de l'anthère (Pl. XII, fig. 11); enfin on peut ne plus trouver trace de cette lame interne et l'étamine a l'aspect d'une feuille ordinaire.

Certaines étamines peu modifiées présentent dans la continuation du connectif un petit bouton ayant l'apparence et la constitution anatomique d'un stigmate.

Le degré de virescence est le plus souvent à peu près le même pour les diverses parties d'une même fleur, quoiqu'il n'y ait pas à cet égard de règle bien fixe; le pistil en particulier peut être complètement virescent, alors que les pétales et les étamines gardent leur aspect ordinaire; sur une même ombelle, on peut rencontrer toutes les formes de fleurs, ou bien toutes les fleurs attaquées également jeunes offrent les mêmes modifications. Il en est de même pour les fleurs du 2^e type.

II. *L'axe floral se prolonge au-dessus de la fleur.* — A l'aiselle de chacun des carpelles peut naître un rameau terminé par une fleur (Pl. XII, fig. 8, *b*, et 15); dans d'autres cas, un

seul se développe; ils peuvent être bien visibles extérieurement, les carpelles étant très écartés l'un de l'autre, ou bien enveloppés par les deux carpelles encore accolés. Dans d'autres fleurs, les carpelles ne sont pas représentés du tout, et l'axe floral se continue par 1, 2 et jusqu'à 6 rameaux, portant directement des fleurs secondaires ou se ramifiant pour former de petites ombelles (Pl. XII, fig. 3 et 4). Ces fleurs d'ordre 2, 3 ou 4 peuvent à leur tour offrir les mêmes modifications que la première, d'où une variété et une complication extraordinaires dans les inflorescences ainsi modifiées. Les figures 3 et 4 en donneront quelques exemples. Les fleurs secondaires qui naissent à l'aisselle des carpelles peuvent offrir une structure particulière par l'altération profonde du type floral; c'est ainsi que les sépales peuvent faire complètement défaut ainsi que les pétales, les étamines être moins nombreuses ou au contraire en plus grand nombre, les carpelles être absents ou au nombre de 4 ou 5; de plus des pétales sont quelquefois intérieurs à certaines étamines, et enfin tous ces différents organes sont susceptibles de contracter des adhérences de nature et d'importance variables.

2° *Changements dans la structure anatomique.* — Les feuilles attaquées modifient leur structure d'une manière très nette; leur épaisseur diminue ($70\ \mu$ au lieu de $110\ \mu$); toutes les cellules épidermiques augmentent de taille, mais surtout celles de l'épiderme supérieur, dont les dimensions sont doublées; la cutine diminue beaucoup. Le parenchyme des feuilles saines ou attaquées est formé par 4 assises, dont 1 palissadique et 3 formant le tissu lacuneux; mais alors que chez les feuilles saines, les cellules de l'assise en palissade ont environ $60/8\ \mu$, elles sont beaucoup moins allongées dans les feuilles attaquées ($15/10\ \mu$), au point de se confondre presque par leur aspect avec les cellules de la zone lacuneuse, qui offre de son côté des méats plus développés que dans les feuilles saines; la chlorophylle devient moins abondante dans les parties atteintes par les Pucerons.

Les pétales augmentent leur épaisseur par une multiplication du nombre des assises (6 au lieu de 4 par ex.); au lieu d'un parenchyme lacuneux dans toutes ses parties, il s'établit une assise palissadique et toutes les cellules acquièrent de nombreux grains de chlorophylle.

On trouve, pour l'étamine, toutes les transitions entre la constitution normale et une structure qui est celle des pétales virescents, c'est-à-dire de la feuille saine, et si j'ai parlé en passant des modifications amenées dans la feuille, c'est qu'il est à remarquer que jamais les organes floraux virescents n'offrent les caractères des feuilles attaquées, en particulier la réduction de l'assise palissadique; on peut s'étonner au premier abord de ce que les Pucerons amènent dans les organes floraux le développement d'un tissu qu'ils font disparaître dans les feuilles. Cette anomalie peut s'expliquer de la manière suivante : les Pucerons vivent aux dépens des feuilles longtemps après la formation de ces dernières et entre autres effets, ils amènent la réduction de l'assise palissadique; il n'en est pas de même pour les fleurs dont la virescence est déterminée par une excitation extérieure des boutons à l'état jeune; cette virescence consiste au point de vue anatomique en ce que tous les organes acquièrent la structure foliaire normale; or c'est au moment où les fleurs sont épanouies que les Pucerons quittent la plante; ils ne peuvent donc pas faire subir aux feuilles florales les mêmes modifications qu'aux feuilles caulinaires.

Les anthères les moins atrophiées extérieurement sont rendues stériles par l'avortement des cellules des grains de pollen dont l'ensemble forme une masse protoplasmique où les noyaux sont à peine distincts ou complètement méconnaissables, et qui est séparée de l'extérieur par 3 à 5 assises dont une épidermique; jamais l'assise mécanique ne se différencie, toutes les cellules situées en dessus de l'épiderme possèdent des grains de chlorophylle. — A un degré plus grand de transformation, il apparaît des faisceaux accessoires comme nous l'avons vu se produire dans les étamines de *Sinapis*

arvensis attaquées par le *Cystopus candidus*; ces faisceaux sont parfois tout contre la masse provenant des cellules mères avortées, et peuvent en partie s'atrophier aussi. Lorsque les anthères sont transformées en deux lames foliacées, la lame externe possède des faisceaux orientés comme le faisceau normal du connectif; dans la lame interne au contraire, le bois des faisceaux regarde le bois de la lame externe; nous avons déjà vu à propos de cette transformation des anthères (*Sinapis arvensis* attaqué par le *Cystopus candidus*), comment s'explique cette disposition; tous ces faisceaux doivent être considérés comme appartenant à un pétiole unique qui s'est aplati suivant deux lames parallèles. Il se développe une assise en palissade sur les faces ligneuses des deux lames; cette assise ne se forme donc pas sur les faces exposées à la lumière, mais sur celles qui correspondent aux faces supérieures des feuilles normales, quelle que soit leur position accidentelle.

La principale modification anatomique que présentent les carpelles, en outre de la disparition des piquants pluricellulaires, réside dans l'appareil sécréteur; normalement chaque carpelle possède 5 canaux sécréteurs situés en dehors de chaque faisceau libéro-ligneux, de larges canaux sécréteurs à section transversale elliptique aplatie, et au nombre de 6 (1 entre deux faisceaux consécutifs et 2 dans la cloison carpellaire); les canaux sécréteurs correspondant aux faisceaux, à section circulaire, sont bordés par 6 cellules environ, alors que dans leur partie moyenne les autres (Pl. XII, fig. 13) présentent 20 à 30 cellules, dont les plus internes ne sont séparées de la cavité ovarienne que par une simple assise de cellules. A mesure que la virescence atteint les carpelles, les larges canaux subissent une réduction dans leurs dimensions (Pl. XII, fig. 14); ils ne sont bientôt pas plus développés que les autres, et ils sont séparés de la cavité carpellaire par deux ou trois assises de cellules; puis, lorsque l'ovaire prend une forme très allongée, on n'observe plus que les canaux normaux des feuilles, en face des faisceaux. En même temps les régions placentaires deviennent libres et chacune

possède un faisceau libéro-ligneux et un canal sécréteur correspondant.

L'ovule anatrope, pendant, à raphé interne, subit une réduction d'autant plus complète que le changement de forme des carpelles est plus grand; le funicule s'allonge en même temps que la région ovarienne; l'ovule reste beaucoup plus petit; sa longueur peut être le cinquième ou le huitième de celle de la cavité ovarienne; le sac embryonnaire meurt et se dessèche ainsi que toute la zone interne du nucelle qui le borde; le contour de l'ovule devient par suite irrégulier.

A un degré plus grand de modification l'ovule n'est plus représenté que par son funicule portant à son extrémité un massif de tissu se recourbant légèrement en dehors et vers le haut, et qui est l'ébauche de l'ovule. Des poils épineux unicellulaires peuvent se développer à l'intérieur de la cavité ovarienne restant fermée, soit sur le carpelle, soit sur l'ovule ou son funicule; c'est un nouvel exemple d'organes se produisant sous l'influence de parasites, en une région qui ne peut subir directement l'action de ceux-ci.

L'ovule n'apparaît plus enfin que sous forme d'une simple émergence.

Quelquefois, sur le funicule portant à son extrémité une ébauche de l'ovule normal, on remarque, s'insérant plus haut, une seconde ébauche tout à fait semblable; mais je n'ai jamais observé de funicule sur lequel s'insèrent deux ovules bien constitués.

En plus de cet ovule normal il apparaît, dans les ovaires attaqués, un deuxième ovule s'insérant immédiatement au-dessus du premier, dont le raphé est interne, mais qui est dressé.

M. G. Bonnier (1) a signalé le même fait dans des fleurs virescentes du *Daucus Carota*; il existe donc dans les Ombellifères deux ovules symétriques par rapport à un plan ho-

(1) G. Bonnier, *Cas tératologique observé chez la Carotte* (Bull. Soc. bot., 1882, p. 353).

rizontal, dont un seul se développe normalement. L'ovule dressé offre les mêmes degrés de réduction que l'autre.

En résumé :

1° Les fleurs du *Torilis Anthriscus* attaquées par l'*Aphis Anthrisci* présentent une *virescence de tous les organes*, aussi bien au point de vue de la forme que de la structure anatomique.

2° Les étamines offrent un état intermédiaire entre leur constitution normale et celle d'une feuille ordinaire, c'est celui d'une feuille formée d'une *double lame représentant les sacs polliniques*.

3° Nous avons un nouvel exemple d'un *second ovule apparaissant chez les Ombellifères* dans chaque loge ovarienne.

RÉSUMÉ RELATIF AUX CÉCIDIES FLORALES PRODUITES PAR DES
APHIDES.

Les cécidies, dues à des Pucerons, que nous venons d'étudier, peuvent se ranger en deux groupes :

1° Les cécidies du *Sinapis arvensis* et du *Torilis Anthriscus* amènent une chloranthie complète. Tous les organes floraux prennent les caractères extérieurs et la structure interne des feuilles.

2° Les fleurs attaquées de *Cerastium*, de *Silene* et de *Valerianella* présentent une hypertrophie de leurs cellules, pouvant amener celle des organes (*Valerianella*), et on n'observe pas de phyllodie.

CHAPITRE CINQUIÈME

DIPTÉROCÉCIDIES FLORALES.

Les travaux de MM. Thomas, Löw, Kieffer, Rubsaamen, nous ont fait connaître un grand nombre de Diptéroécidies au point de vue systématique; je ne connais aucun travail sur les modifications morphologiques et anatomiques subies par les fleurs habitées par des larves de Diptères.

Raphanus Raphanistrum L.

Attaqué par le *Cecidomyia Raphanistri* Kieff.

(Pl. VII, fig. 1 à 12).

C'est une cécidie très commune que celle qui est déterminée par cette *Cécidomyie*, dont les larves vivent en colonie dans les fleurs du *Raphanus Raphanistrum*; les boutons dans lesquels ont été déposés les œufs (ils sont généralement nombreux sur une même plante) prennent de grandes dimensions sans s'épanouir; de cylindriques et d'allongés (Pl. VII, fig. 1) ils deviennent très renflés (Pl. VII, fig. 2), surtout à la base; les sépales forment, dans leur région basilaire et moyenne, quatre côtes nettement distinctes, et terminent la fleur par une partie effilée. A l'intérieur tous les organes sont renflés; les pétales sont épaissis (Pl. VII, fig. 3 et 4), surtout à leur base, ainsi que le filet des étamines. Ces boutons dégagent, surtout quand on les froisse, une odeur très intense de sulfure d'allyle, alors que chez les boutons sains elle est à peine sensible; nous verrons que cette propriété est liée à l'existence de nombreuses cellules à myrosine dans les tissus entourant la larve.

La forme de tous les organes floraux se modifie dans ces boutons, qui ne sont pas destinés à s'ouvrir. Les sépales, au

lieu d'être effilés et presque plans, deviennent fortement concaves par leur face interne, d'où l'existence de ces côtes qu'ils déterminent extérieurement; leur longueur ne change pas ou change peu, leur largeur devient environ quadruple; de rares poils, relativement longs, se développent à leur surface externe.

Les pétales ne présentent pas les deux régions normalement bien distinctes de l'onglet et du limbe; ils sont élargis dès la base; leur couleur cesse d'être uniformément jaune; les nervures se colorent en vert plus ou moins foncé, et de plus apparaît, par plages de distribution et de contour irréguliers, un pigment rouge violacé; disons de suite qu'il peut se rencontrer également sur le filet ou les anthères, sur les carpelles et les nectaires des boutons infestés; nous avons déjà vu un pigment analogue apparaître chez plusieurs Crucifères sous l'influence de divers parasites (*Cystopus*, *Aphis*); il est constitué par le suc cellulaire des cellules épidermiques et sous-épidermiques.

Les étamines saines (Pl. VII, fig. 5) ont un filet allongé, grêle, et leur anthère est également longue et étroite; sous l'influence des larves, le filet se raccourcit et s'épaissit beaucoup (Pl. VII, fig. 6); il peut arriver à n'être pas plus long que large; l'anthère en fait de même, mais elle s'épaissit surtout à la base et le contour de l'étamine devient celui d'un fer de lance; les six anthères sont au même niveau dans la fleur; elles restent rapprochées et entourent étroitement le pistil; le filet prend une forme arquée en s'éloignant des carpelles dans leur région moyenne. On peut rencontrer des étamines complètement soudées par leur filet, d'autres réduites à ce filet.

Le pistil, effilé dans la fleur épanouie, reste court dans ces boutons et s'épaissit en massue vers son extrémité.

Les modifications anatomiques qui accompagnent ces changements de forme sont très caractérisées. En coupe transversale, les sépales attaqués présentent, correspondant aux nervures, des côtes qui n'existent normalement pas;

l'épaisseur des sépales sains étant environ de 120 μ au niveau de la nervure médiane, elle est de 700 μ pour le sépale hypertrophié dans la même région, à la hauteur correspondante. Dans l'intervalle des nervures, le limbe normal est constitué par deux épidermes entre lesquels on compte environ quatre assises de cellules parenchymateuses, séparées par des méats; de distance en distance se trouve une cellule à myrosine, nettement caractérisée par sa forme irrégulière, par son protoplasma granuleux sans chlorophylle, son noyau beaucoup plus gros que celui des cellules à chlorophylle. Dans les sépales attaqués, les cellules de l'épiderme externe augmentent beaucoup (70 μ au lieu de 20 μ), les cellules épidermiques internes augmentent bien (30 μ au lieu de 15 μ), mais restent relativement plus petites que les premières; leur cutine a un très faible développement. Le nombre des assises de parenchyme n'augmente pas; chacune des cellules s'agrandit donc dans de fortes proportions; les méats sont moins grands, les cellules étant presque polyédriques, au lieu d'être sphériques; celles qui se trouvent au-dessus de la zone libérienne des faisceaux s'étirent en quelque sorte perpendiculairement à la surface; les grains de chlorophylle deviennent moins abondants et surtout plus petits.

Les vaisseaux du bois cessent d'être rassemblés et sont dissociés; des cellules du parenchyme les séparent par petits groupes isolés de un, deux ou plusieurs; ils sont sensiblement plus larges que normalement. Les cellules spéciales existent en bien moins grand nombre ou font complètement défaut.

Les pétales offrent des changements anatomiques analogues. Les épidermes ne deviennent pas papilleux; la région des nervures est fortement renflée; comme pour les sépales, il n'y a pas de changement dans le nombre des assises. Mais à l'inverse des sépales, les pétales, dans lesquels je n'ai pas rencontré de cellules spéciales à l'état normal, en acquièrent, surtout au niveau des nervures.

Le filet des étamines offre la même hypertrophie des cellules et la même dissociation de ses faisceaux ligneux que les sépales ; il en est de même du connectif. Les anthères ne sont jamais déhiscentes ; elles présentent tout au plus des cellules fibreuses par place.

Les sacs polliniques sont souvent réduits, alors que le connectif s'épaissit et s'élargit beaucoup ; les grains de pollen arrivent ordinairement à leur différenciation complète. Dans quelques cas il se forme, autour des sacs polliniques, ou dans le connectif, en dedans des sacs polliniques, des massifs de cellules qui offrent toutes les transitions, au point de vue de la structure de leur paroi, entre les cellules fibreuses de l'assise mécanique et des cellules réticulées, semblables à celles qu'on observe dans le réseau sus-endodermique de la racine de plusieurs Crucifères, les épaississements des cellules fibreuses s'anastomosant de plus en plus (Pl. VII, fig. 7 à 12). Les grains de pollen n'arrivent pas à leur constitution définitive. Le connectif des étamines présente souvent des cellules spéciales, alors qu'elles n'y existent jamais à l'état normal ; il contient de plus beaucoup d'amidon.

Les carpelles n'offrent pas d'autre modification nouvelle intéressante que l'atrophie des ovules.

Tous les organes internes de la fleur, et surtout les carpelles, présentent des régions rongées par les larves.

En résumé, les principales modifications que nous avons observées sont :

1° *L'hypertrophie des cellules* de tous les organes, le noyau s'hypertrophiant dans les mêmes proportions.

2° *L'apparition de cellules à myrosine* dans des organes qui n'en contiennent normalement pas ; nous avons vu plusieurs fois ce fait se produire (*Sinapis arvensis* attaqué par le *Cystopus candidus*) ; nous avons observé également que dans les galles produites au collet du *Raphanus Raphanistrum*, par le *Ceutorhynchus sulcicollis* Gyll, il se produit égale-

ment une énorme exagération du nombre de ces cellules.

3° *L'apparition d'un tissu nouveau* pour les sacs polliniques, mais qu'on retrouve dans d'autres organes de la même plante.

***Sisymbrium officinale* Scop.**

Attaqué par le *Diplosis ruderalis* Kieffer.

Ce *Diplosis* dépose ses œufs entre les jeunes boutons des pousses florales ; les larves qui éclosent empêchent les entrenœuds de s'allonger ; il se forme ainsi des inflorescences ramassées dont certaines fleurs, situées dans la partie inférieure de la région attaquée, peuvent arriver à la formation de siliques, alors que les autres ne s'épanouissent pas ; en dessous de ces régions arrêtées dans leur développement, prennent naissance de nouveaux axes floraux latéraux qui s'allongent normalement et remplacent l'axe principal.

Les larves qui vivent ordinairement entre les fleurs peuvent se rencontrer aussi à l'intérieur de la fleur, entre ses différents organes. Le pédoncule est fortement renflé, et souvent plus dans sa partie médiane qu'à ses extrémités ; la fleur est considérablement hypertrophiée aussi et le bouton, au lieu de rester allongé, devient globuleux ; pédoncule floral et fleur augmentent jusqu'à dix fois de diamètre.

Les sépales très élargis et épaissis sont légèrement plissés dans le sens de leur longueur. La différence d'épaisseur entre les régions des nervures et les autres, assez forte pour les sépales normaux, s'atténue beaucoup dans les sépales qui ont subi l'action des parasites. Leurs caractères anatomiques sont assez profondément modifiés. Les sépales sains présentent un épiderme externe à grandes cellules et un épiderme interne à cellules plus petites ; sous l'action du *Diplosis* l'épiderme externe devient très irrégulier ; il comprend bien encore de grandes cellules, mais certaines restent relativement très petites, d'un diamètre cinq fois moindre, par exemple ; le même phénomène se retrouve dans l'épiderme interne, mais toujours moins accentué. Le parenchyme,

formé normalement, entre les nervures, de 4 assises, en comprend 5 ou 6 dans les sépales hypertrophiés ; chacune des cellules augmente d'ailleurs de dimensions.

Les cellules saines contiennent un protoplasma qui devient vite pariétal et occupe une faible partie de la cellule ; sous l'influence du *Diplosis* les cellules du parenchyme acquièrent à tous les niveaux, mais surtout dans les régions les plus voisines de la larve, un protoplasma dense, très granuleux ; le noyau prend un grand développement, ainsi que son nucléole ; ces modifications correspondent à une nouvelle différenciation de ces cellules, qui se trouvent détournées de leurs fonctions normales. La chlorophylle est moins abondante, et alors même que le nombre des grains reste à peu près le même, ceux-ci sont toujours beaucoup plus petits.

Les cellules à myrosine qu'on rencontre dans les sépales sains, n'apparaissent, dans ceux qui sont infestés, que dans les régions les moins modifiées, ordinairement sur les bords ; elles subissent la même hypertrophie que les autres cellules du parenchyme.

Les faisceaux des nervures se distinguent mieux dans le calice transformé que dans les sépales sains, les cellules du conjonctif et du liber s'agrandissant beaucoup moins que celles du parenchyme environnant, et la limite entre les deux régions devenant par suite beaucoup plus nette. Le nombre des vaisseaux ligneux s'accroît généralement ; il peut doubler ou même tripler.

Les pétales présentent des modifications analogues ; leur hypertrophie est relativement encore plus considérable que celle des sépales. Leurs épidermes, qui deviennent normalement papilleux, n'acquièrent jamais cette différenciation ; le parenchyme, au lieu d'être formé par trois assises de cellules dans les régions comprises entre les nervures, en compte cinq en moyenne. Ces cellules, dont le protoplasma subit les modifications que nous avons décrites pour les sépales, acquièrent des grains de chlorophylle, mais ceux-ci restent petits, semblables à ceux des sépales attaqués. La

délimitation entre les cylindres centraux et le parenchyme cortical devient aussi très nette dans les pétales, pour la raison que nous avons donnée plus haut ; elle est impossible pour les pétales sains, où les cellules du conjonctif sont absolument semblables à celles du parenchyme cortical. Les vaisseaux du bois sont également plus nombreux, mais leur nombre n'augmente jamais autant que pour les sépales.

Ces modifications des pétales se produisent alors même que la fleur ne contient pas de larves à son intérieur ; nous avons donc un exemple d'organe modifié à distance par le parasite ; l'action de ce dernier s'exerce dans toute la fleur dont le pédoncule est au contact de la larve.

Les étamines sont peu modifiées ; le plus souvent le connectif est simplement épaissi ; les sacs polliniques sont normaux, les grains de pollen offrant leur constitution normale et l'assise mécanique existant avec ses caractères ordinaires.

Les carpelles ne sont pas transformés, leurs ovules sont bien développés ; ces fleurs hypertrophiées n'en sont pas moins stériles, puisqu'elles ne s'épanouissent pas.

En résumé, sous l'action du *Diplosis ruderalis*, les fleurs du *Sisymbrium officinale* présentent les principales modifications suivantes :

1° *Hypertrophie de tous les tissus*, mais surtout du parenchyme ;

2° *La chlorophylle* des sépales, ou celle qui apparaît dans les pétales attaqués, *est en petits grains*, faiblement colorés ;

3° *La stérilité des fleurs* est due à ce qu'elles ne s'épanouissent pas.

Sisymbrium Irio L.

Attaqué par le *Diplosis ruderalis* Kieffer.

Cette même larve a été signalée aussi sur le *Sisymbrium Sophia* L., et je l'ai trouvée vivant dans les inflorescences de nombreux pieds de *S. Irio* L. Elle peut s'y développer

dans l'intérieur des fleurs ou entre les pédoncules floraux ; les modifications qu'elle détermine dans ces deux cas, amènent des changements de forme très différents.

I. *Les larves vivent à l'intérieur des fleurs.* — Les fleurs qui abritent des larves se renflent beaucoup et leur aspect rappelle tout à fait celui que prennent les boutons du *Raphanus Raphanistrum*, sous l'influence du *Cecidomyia Raphanistri* ; le pédoncule ne s'épaississant pas sensiblement, et l'hypertrophie du bouton étant surtout considérable à la base, celui-ci prend un aspect conique.

L'épaisseur des sépales augmente beaucoup ; le nombre des assises n'est pas modifié ; la disposition des différents tissus reste la même ; mais chacune des cellules du parenchyme change beaucoup d'aspect ; alors qu'à l'état normal elles contiennent un noyau très dense et de gros grains de chlorophylle, le noyau en s'hypertrophiant a sa chromatine plus diffuse, répartie à la périphérie, et le nucléole devient très grand ; le protoplasma est très granuleux et la chlorophylle s'y trouve à l'état de grains beaucoup plus petits et moins fortement colorés. Les cellules spéciales, quand elles subsistent, se trouvent occuper la même position que dans les sépales sains ; elles disparaissent dans les sépales les plus fortement hypertrophiés.

Les pétales offrent un épaississement beaucoup plus considérable, qui provient ici de deux causes, l'hypertrophie des différentes cellules et l'augmentation du nombre des assises ; les pétales, possédant à l'état sain quatre assises dans leur limbe, en présentent jusqu'à douze dans une région attaquée correspondante ; on observe d'ailleurs la division des cellules du parenchyme, qui se continue assez tard sous l'action des larves. Les épidermes ne deviennent pas papilleux et leurs cellules prennent les mêmes caractères internes que celles des sépales ; il en est de même pour celles des étamines. On peut rencontrer, comme dans les pétales sains, quelques rares cellules spéciales ; dans ce cas, elles subissent la même hypertrophie que les autres cellules.

Les étamines, dont le filet et le connectif sont épaissis, présentent des grains de pollen qui acquièrent une constitution morphologique à peu près normale ; l'assise mécanique se différencie ou non ; souvent elle est représentée par des cellules fibreuses qui apparaissent çà et là, surtout en dedans des sacs polliniques ; certaines présentent les phénomènes que nous avons observés pour le *Raphanus Raphanistrum* ; les épaississements ligneux se compliquent, les cellules acquièrent un véritable réseau, semblable à celui qui existe dans la paroi des cellules sus-endodermiques de la racine de plusieurs Crucifères.

Les carpelles subissent une hypertrophie beaucoup moins considérable, et, le plus généralement, les cellules gardent leur aspect ordinaire ; leur noyau reste petit et le protoplasma ne devient pas granuleux.

II. *Les larves vivent entre les pédoncules floraux.* — Dans ce cas, les pédoncules floraux s'épaississent beaucoup, au point de se rejoindre les uns les autres et de former ainsi une masse globuleuse, d'où émergent les fleurs ; on observe ainsi une galle dite « en ananas », tout à fait analogue à celle qui est décrite par Frank (1) et produite sur différents *Nasturtium*, le *Barbarea vulgaris* et le *Sisymbrium Sophia* par le *Cecidomyia Sisymbrii* Schrk. ; c'est aussi à ce groupe morphologique de galles qu'appartiennent celles qui sont déterminées sur les pousses de Sapin par le *Chermes Abietis* L. La base du pétiole des feuilles supérieures peut aussi présenter les mêmes renflements. Ceux-ci sont surtout accentués du côté opposé à celui où se tient la larve ; ils sont constitués par des cellules corticales hypertrophiées, dans lesquelles le protoplasma pariétal reste clair et le noyau petit ; la région interne, qui est en contact avec la larve, est à peine épaissie, ses cellules acquièrent un protoplasma granuleux et un gros noyau ; elles se comportent comme celles des organes floraux attaqués ; sur le pourtour

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, p. 745.

de cette dernière région, l'écorce s'épaissit comme vers l'extérieur; il en résulte la formation d'une sorte de cavité, dans laquelle se tient la larve.

Les fleurs qui terminent les pédoncules ainsi attaqués sont parfaitement normales et s'épanouissent lorsque les pédoncules ne sont pas hypertrophiés jusqu'en haut; dans le cas contraire les boutons ne s'ouvrent pas et les organes floraux sont eux-mêmes légèrement épaissis. Les étamines se développent moins que dans les fleurs qui abritent des larves; les cellules mâles sont arrêtées dans leur évolution, sans que le filet et le connectif subissent d'hypertrophie, à l'état de cellules mères, de tétrades ou de grains de pollen à peine différenciés. Cet arrêt de développement est évidemment dû à l'insuffisance de matériaux nutritifs arrivant à la fleur.

Lotus corniculatus L.; Medicago sativa L.; et Onobrychis sativa Lam.

Attaqués par le *Diplosis Loti* D.C.

(Planche VIII, fig. 1 à 8).

Plusieurs Légumineuses hébergent dans leurs fleurs ce *Diplosis* qui y détermine des modifications morphologiques et anatomiques très comparables. Les fleurs ne s'épanouissent pas, les pétales s'épaississent beaucoup, se renflent extérieurement et le bouton acquiert une forme ovoïde (Pl. VIII, fig. 1 à 3); le calice n'augmente pas en épaisseur, mais se trouve entraîné par la croissance des pétales et s'élargit beaucoup; ses dents deviennent moins aiguës, étant plus larges à la base. L'étendard recouvre presque toute la carène et les ailes ne sont pas visibles. Les pétales peuvent changer de coloration; ils sont d'un vert pâle chez le Sainfoin et la Luzerne, et, au lieu de rester jaunes dans le *Lotus corniculatus*, ils acquièrent sur leurs bords une teinte verte et la partie supérieure de l'étendard devient d'un beau rouge. Les étamines épaississent en général leur filet, qui reste court, les anthères sont présentes sans grand changement

de forme ; le carpelle, à ovaire réduit, garde un style de longueur normale, qui se dessèche le plus souvent de bonne heure.

Si nous faisons une coupe transversale dans un pétale sain et dans la région correspondante d'un pétale attaqué (Pl. VIII, fig. 4 et 5) nous observons une grande variation dans la structure anatomique. L'aile du Sainfoin, par exemple, présente, vers sa région terminale, à l'état sain, un parenchyme constitué par cinq assises de cellules, dont deux épidermiques ; les cellules de l'épiderme externe sont papilleuses, celles de l'épiderme interne ne le sont pas, mais leurs dimensions sont beaucoup plus considérables que celles des cellules internes. Ces caractères particuliers disparaissent dans l'aile d'un bouton attaqué, dont les cellules subissent une grande hypertrophie ; le liber des faisceaux, qui se distingue peu du reste du parenchyme dans l'aile saine, devient beaucoup plus distinct ; cela tient à ce que ses cellules sont moins agrandies, et le fait est encore plus net pour la carène de la Luzerne ; alors que les cellules parenchymateuses augmentent en dehors des faisceaux environ cinq fois en diamètre, celles du liber restent sensiblement égales à ce qu'elles sont dans la carène normale. La cutine, qui est très développée sur les épidermes externes, en particulier dans la Luzerne, disparaît complètement sous l'action des parasites. Le noyau des cellules hypertrophiées s'agrandit dans les mêmes proportions que la paroi, en devenant plus clair, ses granulations étant plus écartées. Le protoplasma peut acquérir des grains de chlorophylle.

Le filet des étamines peut être semblable à celui des étamines saines, ou bien il se réduit et se dessèche, ou bien encore s'épaissit ainsi que le connectif, et ses cellules offrent les mêmes modifications que celles des pétales. Le plus souvent les anthères sont normalement développées ; l'assise mécanique est présente et les grains de pollen semblent bien constitués ou sont réduits à leur paroi ; ils sont toujours arrêtés très tard dans leur différenciation ; c'est chez les an-

thères dont le connectif est hypertrophié que les cellules sexuelles sont le moins bien développées.

Chez le *Lotus corniculatus* la lame séparant deux sacs polliniques voisins s'épaissit beaucoup (Pl. VIII, fig. 6), ses cellules prolifèrent ; au lieu de rester formées par deux assises dont l'épaisseur totale est de 25 μ environ, elles comprennent 3 à 4 assises qui mesurent ensemble jusqu'à 150 μ d'épaisseur.

Le carpelle, comme nous l'avons dit, se dessèche ordinairement, la dessiccation commençant par la région placentaire ; ce n'est que très rarement que sa paroi présente une hypertrophie semblable à celle qu'offrent les autres organes. Les ovules sont arrêtés de bonne heure dans leur développement et se dessèchent aussi.

En résumé, la modification anatomique essentielle présentée par les fleurs de ces Légumineuses attaquées par le *C. Loti* consiste dans l'hypertrophie des pétales.

Daucus Carota L.

Attaqué par l'*Asphondylia Umbellatarum* F. Löw

(Planche VIII, fig. 9 à 14).

On rencontre fréquemment des carpelles de diverses Umbellifères fortement renflés, contenant à leur intérieur une larve orange de l'*Asphondylia Umbellatarum* ; j'ai eu l'occasion d'en rencontrer sur le *Daucus Carota*, le *Pimpinella Saxifraga* L., le *Torilis Anthriscus* Gmel. ; les modifications sont tout à fait comparables pour ces trois espèces et je ne les décrirai que chez la Carotte.

Les deux carpelles peuvent être attaqués en même temps, mais le plus souvent un seul est infesté (Pl. VIII, fig. 9) ; il se renfle, devient vésiculeux et acquiert une teinte rougeâtre lorsqu'il a sa taille maxima ; les côtes de l'akène s'atténuent, ainsi que les épines qui sont situées sur leurs crêtes, au point que le carpelle attaqué peut être parfaitement lisse. Lorsque les deux carpelles voisins logent chacun une larve ils se développent de la même manière et restent symétriques, mais

quand un seul est infesté il s'allonge beaucoup plus que celui qui reste normal contre lui ; ce dernier s'allonge bien un peu, entraîné par la croissance de l'autre, mais comme sa croissance n'augmente pas du côté externe il devient arqué ; quoique ne contenant pas de larves il arrive souvent cependant qu'il présente, atténués, les caractères des carpelles infestés ; c'est ainsi que ses côtes et ses épines peuvent être moins développées. Les ovaires contenant une larve ne présentent pas trace de graine ; ceux qui, tout en restant indemnes, leur sont accolés peuvent contenir une graine normalement développée ou seulement les restes d'une graine incomplètement formée.

En général, l'akène sain est arrivé à sa maturité alors que la larve habitant l'ovaire voisin ne l'a pas encore quitté pour aller achever en terre son évolution. On a alors accolés un akène sec et une masse vésiculeuse à paroi bien vivante ; la larve, en déterminant la croissance de l'ovaire qu'elle habite, en prolonge donc la durée de vie ; c'est un caractère très général de ces associations parasitaires.

En s'agrandissant, la paroi carpellaire ne garde pas ses caractères anatomiques normaux et le tissu qu'on est habitué à regarder comme ayant une distribution constante, le tissu sécréteur, subit les plus grandes modifications dans la structure de ses éléments et dans leur arrangement.

Rappelons la structure d'un carpelle normal (Pl. VIII, fig. 10 et 11) : il offre en coupe transversale cinq côtes correspondant à un nombre égal de faisceaux libéro-ligneux ; en dehors de chacun de ces faisceaux se trouve un canal sécréteur à section étroite, circulaire, limité par six cellules en moyenne ; l'axe de la cloison commune aux deux carpelles est occupé par un faisceau libéro-ligneux. Alternant avec les premières côtes s'en trouvent quatre autres plus développées, dans chacune desquelles existe un canal sécréteur très large à section triangulaire, limité par vingt cellules environ, à parois épaisses ; chaque carpelle possède deux autres canaux analogues plus petits situés dans la cloison commune et ne cor-

respondant par conséquent pas à des côtes externes. Les côtes s'atténuent beaucoup dans les carpelles attaqués (Pl. VIII, fig. 10 et 12) ; le sclérenchyme, qui est bien développé normalement dans leur partie externe, le devient beaucoup moins ; la cutine des cellules épidermiques est aussi moins épaisse, le parenchyme augmente beaucoup d'épaisseur, par la multiplication du nombre des assises, et non pas par l'hypertrophie de ses cellules qui conservent leurs dimensions ordinaires.

Les faisceaux libéro-ligneux deviennent plus diffus ; les vaisseaux ligneux *v.l.* et libériens sont rassemblés par petits groupes séparés par du parenchyme ; entre les vaisseaux du bois, ce parenchyme peut ne pas prendre de caractères spéciaux, ou bien être formé par des cellules allongées qui rayonnent autour des vaisseaux et semblent avoir été étirées par l'écartement de ces vaisseaux. En plus de ces faisceaux normaux *f*, qui se trouvent plus ou moins dissociés, les carpelles attaqués présentent de nombreux faisceaux accessoires intermédiaires *f'*, pouvant apparaître en particulier en dedans des grands canaux sécréteurs ; leur nombre peut devenir considérable ; on en compte jusqu'à 25 pour un carpelle ; ils offrent d'ailleurs les mêmes caractères que les faisceaux fondamentaux.

Les canaux sécréteurs correspondant aux faisceaux libéro-ligneux des carpelles sains deviennent plus larges, leurs cellules de bordure moins régulières dans leur forme et leur arrangement. La section des autres canaux sécréteurs des carpelles sains cesse d'être triangulaire pour devenir circulaire ; leurs dimensions peuvent augmenter ou diminuer au contraire ; leurs cellules de bordure ont leurs parois plus minces ; alors que 3 ou 4 assises seulement séparent ces canaux, à l'état normal, de la cavité ovarienne, ils peuvent en être séparés par plus de 20 dans les carpelles transformés. De même qu'il apparaît des faisceaux accessoires, de nombreux canaux sécréteurs *c.s'* sont surajoutés ; en général, chaque faisceau nouveau est accompagné d'un canal sécréteur ; mais

aucune loi fixe ne règle la distribution des canaux sécréteurs par rapport à celle des faisceaux accessoires; leur caractère le plus constant est qu'ils n'apparaissent pas à un niveau plus interne que les faisceaux. Ils sont constitués par un nombre très variable de cellules de bordure (de 3 à 10), qui offrent des formes irrégulières et ne constituent pas, le plus souvent, une assise circulaire nette, comme cela a lieu pour les canaux sécréteurs normaux. J'en ai trouvé qui se différencient jusque dans le parenchyme intercalé entre les vaisseaux ligneux.

La zone externe du parenchyme sain contient de gros grains d'amidon; ceux-ci deviennent plus petits dans les carpelles attaqués; la zone interne amylacée augmente d'épaisseur; les parois de certaines cellules délimitant la cavité ovarienne sont détruites par la larve; les cellules internes peuvent s'allonger beaucoup et former des sortes de poils qui restent appliqués contre les autres cellules; dans quelques cas, elles constituent de véritables poils (Pl. VIII, fig. 14) libres qui font saillie dans la cavité de l'ovaire; ils sont simples ou se ramifient en 3 ou 4 branches; c'est surtout dans la région de la cloison commune aux deux akènes qu'ils apparaissent; ils sont gorgés d'amidon ou de leucites arrondis, colorés en brun acajou par l'acide osmique, tels que ceux qui se trouvent en abondance dans l'albumen de la même plante; ils appartiennent à la catégorie des leucites sans cristaux protéiques, à pigment amorphe, décrits par M. Courchet (1), par exemple dans les cellules du péricarpe du *Passiflora cærulea* et les fruits du *Cucurbita Pepo*. Ces poils servent, selon toute vraisemblance, sous quelque forme qu'ils se présentent, à la nourriture de la larve.

En résumé, les ovaires de Carotte, dans lesquels se développe une larve de l'*Asphondylia Umbellatarum*, présentent comme modifications principales :

(1) Courchet, *Recherches sur les chromoleucites* (Ann. sc. nat. Bot., 7^e sér., VII, 1888, p. 203).

1° Une hypertrophie de la paroi par l'augmentation du nombre des cellules;

2° Une augmentation du nombre des faisceaux libéro-ligneux, qui sont en même temps plus ou moins dissociés;

3° Une augmentation du nombre des canaux sécréteurs;

4° Un faible développement du sclérenchyme et de la chlorophylle;

5° Un grand développement de la zone interne amylacée, qui prend nettement des caractères de zone nourricière de la larve.

Veronica serpyllifolia L.

Attaqué par une *Cecidomyia* Trail.

Des larves d'une Cécidomyie d'espèce non déterminée par les cécidologues vivent entre les feuilles ou les boutons des rameaux terminaux; elles arrêtent le développement de ces rameaux et modifient les organes entre lesquels elles se trouvent.

Les sépales ne sont plus aussi verts; les pétales acquièrent un contour irrégulier; leur nervation est plus simple, mais comporte des nervures courant tout le long des bords et ne se trouvant pas dans les pétales normaux; quelques poils courts unicellulaires ou bicellulaires apparaissent sur le bord des pétales, sous l'influence des larves. Les étamines saines ont un filet qui va s'évasant de bas en haut; celui des étamines attaquées est renflé et beaucoup plus, relativement, dans sa partie inférieure, de sorte qu'il devient au contraire plus étroit au voisinage de l'anthere, dont les dimensions diminuent. Le pistil conserve à peu près sa forme dans sa partie ovarienne, mais le style peut ne pas se développer du tout.

Les modifications anatomiques sont plus importantes que ces changements morphologiques. Les sépales acquièrent une épaisseur à peu près double; à l'état sain, ils sont constitués par deux épidermes à cellules de forme irrégulière, entre lesquelles se trouve un parenchyme à nom-

breux grains de chlorophylle. Les épidermes deviennent plus réguliers dans les sépales attaqués; la chlorophylle peut disparaître complètement dans le parenchyme. Le faisceau des nervures est moins développé, le nombre des vaisseaux est en particulier plus petit.

Les pétales des fleurs abritant des larves présentent deux épidermes semblables et deux assises de parenchyme, entre les cellules desquelles existent des méats, alors que dans les pétales sains l'épiderme interne est très papilleux et que les cellules du parenchyme sont polyédriques et exactement appliquées les unes contre les autres.

Les anthères sont toujours stériles, mais le plus souvent elles développent leur assise mécanique, avec plus ou moins d'épaississements ligneux, et les grains de pollen arrivent à un stade voisin de leur constitution normale; mais ils se dessèchent avant de l'acquérir, souvent au moment où leur paroi s'étant formée il n'existe encore qu'un noyau. Dans des cas plus rares, on retrouve les cellules mères arrêtées aux différents stades, comme nous l'avons observé plusieurs fois; c'est ainsi que l'assise mécanique ne se différencie pas, que l'assise plus interne évolue en cellules parenchymateuses et qu'en dedans d'elles existent les cellules mères qui ont avorté. Ces cellules mères aussi, peuvent, au lieu de régresser, se transformer en cellules de parenchyme.

Le sac embryonnaire se dessèche toujours de bonne heure et l'ovule à sa suite.

***Cerastium vulgatum* L.**

Attaqué par le *Cecidomyia Lotharingiæ* Kieffer

(Planche VII, fig. 13 à 18).

Cette Cécidomyie vit à l'état larvaire dans les bourgeons terminaux de différentes espèces de *Cerastium*; lorsque ces bourgeons sont assez développés pour contenir des fleurs, celles-ci subissent dans leurs diverses parties des modifications considérables, surtout au point de vue anatomique. Leurs pédoncules restent courts, et elles sont recouvertes par

les feuilles voisines qui forment une masse terminale plus ou moins ovoïde.

La cutine de l'épiderme interne des sépales, qui à l'état sain est très épaisse (15 μ), diminue beaucoup et peut même disparaître complètement (Pl. VII, fig. 13 et 14); le parenchyme devient un peu plus épais, la chlorophylle subsiste. Les pétales n'acquièrent pas de lacunes dans leur parenchyme, qui double d'épaisseur, sans que le nombre des assises varie; les noyaux augmentent dans les mêmes proportions que les cellules; il n'apparaît pas de chlorophylle (Pl. VII, fig. 15 et 16).

Les étamines sont toujours stériles; les grains de pollen arrivent ordinairement à se former; mais, ou bien ils se vident de leur protoplasma et se trouvent réduits à leur paroi qui s'affaisse, ou bien ils se transforment en cellules semblables à celles du parenchyme (Pl. VII, fig. 17); leur noyau est très gros et offre un nucléole très net, leur paroi ne prend pas les caractères des grains polliniques. Dans quelques cas, on observe à l'intérieur des grains de pollen, à exine presque normalement constituée, deux noyaux (Pl. VII, fig. 18); l'un *n.m.* est alors dense, sa chromatine est compacte et il est fortement coloré par le carmin; l'autre *n.v.* a les caractères des noyaux des cellules végétatives transformés par l'action du parasite; sa chromatine est en grains isolés, à la périphérie, le nucléole est très gros; on est tenté d'admettre que le premier est le noyau mâle qui, sous l'influence parasitaire, périt sans se transformer; l'autre, le noyau végétatif, qui, par sa nature même, peut subir les mêmes modifications que ceux des cellules du parenchyme.

Les carpelles n'acquièrent pas l'épaisse cutine qui se développe à l'état normal dans les cellules de l'épiderme externe; les ovules apparaissent à l'état de simples émergences dont les cellules sont semblables à celles des sépales et des pétales attaqués. On trouve d'assez nombreux cristaux maclés d'oxalate de chaux dans le connectif et les parois carpellaires attaquées; ces cristaux sont moins gros que ceux

de même substance qui se rencontrent à l'état sain dans les bractées et les sépales, et qui ne s'y trouvent plus quand ces organes ont subi l'action des larves de Cécidomyie.

En résumé, les principales modifications que nous venons de signaler sont :

- 1° *L'hypertrophie des organes attaqués ;*
- 2° *La transformation des cellules mâles en cellules parenchymateuses ;*
- 3° *La manière d'être différente du noyau mâle et du noyau végétatif des grains de pollen sous l'action parasitaire.*

***Lychnis dioica* L.**

Attaqué par le *Diplosis Steini* Karsch.

(Planche VII, fig. 19 à 27).

Les pieds mâles et femelles du *Lychnis dioica* sont assez souvent infestés par les larves du *Diplosis Steini* ; celles-ci vivent entre les feuilles ou les fleurs terminales ; ces feuilles et ces fleurs forment alors une masse renflée couverte de poils abondants et longs, les différents entre-nœuds terminaux restant très courts ; suivant le développement que présente la plante au moment où les larves éclosent, les fleurs apparaissent ou non ; quand elles ont eu le temps de se différencier, elles subissent de notables modifications.

Au lieu d'être allongé (Pl. VII, fig. 19), le calice devient absolument sphérique (Pl. VII, fig. 20) ; ses dimensions sont, par exemple, 1^{cm},5 sur 1^{cm},5, au lieu de 1^{cm},5 sur 0^{cm},5 ; ses dents sont très larges à la base et ne sont plus pointues comme pour les sépales sains. Il est sur toute sa surface couvert de nombreux poils formant un épais feutrage ; les sépales sains portent aussi des poils, mais moins serrés ; ils sont toujours pluricellulaires (3 à 12 cellules), n'offrent pas de ramifications et sont de deux sortes ; la cellule terminale des uns est effilée, se terminant insensiblement en pointe. celle des autres prend la forme d'un bouton arrondi, devient renflée et glanduleuse. Les premiers poils deviennent très

nombreux sur les sépales attaqués; ils peuvent s'allonger beaucoup et se ramifier; les autres ne sont plus uniformément distribués et se rencontrent surtout à la partie terminale du calice.

L'entre-nœud sépalo-pétalaire, normalement bien développé dans les fleurs mâles, est très réduit ou même nul. Les pétales (Pl. VII, fig. 21 et 22) sont épaissis comme les sépales et prennent des formes très variées; leur onglet disparaît le plus généralement; ils sont élargis dès la base et leur contour présente des lobes plus ou moins profonds, irrégulièrement disposés; des poils se développent aussi à leur surface, quelques-uns seulement terminés par une cellule glanduleuse, le plus grand nombre à cellule terminale ordinaire, mais moins effilée que pour les poils des sépales et souvent même renflée en massue.

Les fleurs mâles et femelles présentent les mêmes modifications dans leur calice et leur corolle.

Les étamines (Pl. VII, fig. 23 et 24) ont un filet qui reste souvent très court et une anthère qui s'épaissit surtout à la base et prend ainsi un contour triangulaire; elle peut se réduire beaucoup et se confondre avec la partie supérieure épaissie du filet; toutes les régions des étamines peuvent se couvrir de poils, qui offrent les mêmes caractères que pour les pétales.

Les carpelles, à l'inverse des étamines, évoluent souvent normalement, et le fruit arrive à son complet développement avec des graines bien constituées; cependant ils peuvent aussi rester inféconds et se couvrir de poils en prenant une forme sphérique ou allongée et côtelée.

Ces transformations extérieures sont toujours accompagnées de modifications importantes dans les tissus.

L'épaisseur des sépales est doublée en moyenne; le parenchyme ne devient jamais aussi lacuneux que dans les sépales sains; la chlorophylle est moins abondante, formée de grains plus petits, qui par contre apparaissent jusque dans les cellules épidermiques; les nervures principales possèdent

des faisceaux à bois plus développé et dissocié; elles ne s'épaississent pas, proportionnellement, autant que le reste des sépales, et, par suite, sont moins apparentes sur le contour du calice.

Les pétales acquièrent une épaisseur quadruple, par l'hypertrophie de leurs cellules, le noyau s'accroissant dans la même mesure que la paroi; des grains de chlorophylle peuvent s'y constituer, surtout dans les régions poilues, ils y ont la même apparence que dans les sépales attaqués.

Les anthères sont toujours stériles et indéhiscentes, les grains de pollen n'arrivant jamais à leur formation définitive et la paroi des sacs polliniques ne différenciant pas d'assise mécanique; nous retrouvons ici les cellules mères ou les grains de pollen arrêtés à leurs différents stades de développement; il est inutile de revenir sur ces phénomènes. Quelquefois (Pl. VII, fig. 25), au milieu d'un massif de cellules mères avortées, une d'entre elles a continué à évoluer, mais elle ne donne pas naissance à des grains de pollen et se transforme en une cellule parenchymateuse tout à fait semblable à celles des parois; ce phénomène pouvant se produire pour toutes les cellules saines, on observe un sac pollinique plein, complètement parenchymateux, dans lequel apparaît, comme dans le connectif, de la chlorophylle; enfin, au milieu de chacun de ces massifs remplaçant les cellules sexuelles, on peut trouver un faisceau libéro-ligneux; on a alors 5 faisceaux dans l'anthère, y compris le faisceau normal, et qui sont orientés comme ceux qu'on rencontre de la même façon dans les anthères du *Sinapis arvensis* attaquées par le *Cystopus candidus*.

Enfin, j'ai observé dans une anthère (Pl. VII, fig. 26 et 27) des phénomènes que je n'ai rencontrés nulle part ailleurs; il n'existait de chaque côté du connectif qu'un sac pollinique, soit qu'un seul se soit développé, soit qu'il y ait eu fusion des deux sacs voisins. Dans la cloison séparant ces deux sacs polliniques existaient deux faisceaux libéro-ligneux f_1/f_2 , dont un des bords formait une partie du contour in-

terne du sac pollinique; ces faisceaux étaient orientés d'une manière inverse du faisceau du connectif; un des sacs polliniques présentait de plus, dans la région externe de sa paroi, un second faisceau $\frac{1}{3}$ diamétralement opposé au premier et orienté de la même façon. Il est assez singulier de rencontrer ainsi la cavité d'un sac pollinique délimitée en un point par des vaisseaux ligneux et libériens.

Dans tout le connectif des anthères attaquées, on observe de nombreux cristaux maclés d'oxalate de chaux; c'est encore un fait que nous avons plusieurs fois signalé.

La paroi des carpelles sains et jeunes est constituée par un épiderme externe à cellules très allongées perpendiculairement à la surface, une assise sous-épidermique formée de cellules à section carrée, un parenchyme sans méats, dont l'assise la plus interne est formée de cellules aplaties, analogues à celles de l'épiderme interne. Les cloisons internes des carpelles, on le sait, disparaissent de bonne heure, des cristaux d'oxalate de chaux se développant dans leurs cellules.

Les carpelles attaqués offrent une structure très différente: la paroi de l'ovaire s'épaissit sans que le nombre des assises augmente; les cellules épidermiques externes qui s'allongent en poils sont, dans leur partie basilaire, aplaties parallèlement à la surface; toutes les cellules du parenchyme s'arrondissent et laissent entre elles des méats bien développés; les cellules de l'épiderme interne forment une assise moins régulière que dans les carpelles sains. Les cloisons internes peuvent subsister et il ne s'y forme que de rares cristaux maclés. Les ovules se dessèchent de bonne heure dans ces carpelles attaqués, le sac embryonnaire s'atrophiant en premier lieu.

En résumé, sous l'action du *Diplosis Steini*, les fleurs du *Lychnis dioica* offrent les principales modifications suivantes:

1° *Hypertrophie des organes végétatifs*, sans multiplication du nombre des assises; modification de la chlorophylle;

2° Arrêt de développement des cellules sexuelles mâles, leur transformation possible en cellules de parenchyme et même en vaisseaux conducteurs;

3° Arrêt de développement des cellules sexuelles femelles, mais moins général que pour les grains de pollen.

Scabiosa columbaria L.

Attaqué par le *Cecidomyia Scabiosæ* Kieffer.

J'ai observé les larves de cette Cécidomyie sur un grand nombre de pieds de *Scabiosa columbaria*; elles y sont logées dans les parties terminales des rameaux, entre des feuilles ou des capitules; les feuilles sont repliées de façons variées, élargies et épaissies, ainsi que les bractées de l'involucre et celles des fleurs; tous ces organes, ainsi que les fleurs attaquées qui restent à l'état de boutons hypertrophiés, sont couverts de nombreux poils formant un feutrage blanc à leur surface.

Dans les plantes saines, l'axe florifère principal, terminé par un capitule, porte, en dessous de ce capitule, deux feuilles opposées, à l'aisselle de chacune desquelles se développe une inflorescence. Supposons qu'à l'époque où le capitule axial était entre les deux feuilles encore rapprochées, son pédoncule ne s'étant pas encore développé, la Cécidomyie ait pondus ses œufs à la base des deux feuilles, et d'autre part entre ces feuilles à une petite distance de leur extrémité; les larves provenant des œufs déposés à la base des feuilles amènent une hypertrophie dans cette région, le pédoncule florifère axial ne s'allonge pas, les capitules latéraux ne se développent pas; les deux feuilles dépassent beaucoup le capitule qui est devenu sessile et deviennent libres, sauf dans la région où des œufs ont été pondus entre les deux faces qui étaient au contact, le feutrage des poils, qui se sont produits autour de la région occupée par les larves, les maintenant l'une contre l'autre. On a ainsi une forme qui est souvent réalisée pour cette cécidie.

Les larves rongent les tissus qui les entourent, et c'est

dans la zone bordant ces régions rongées que se développent de nombreux poils allongés, unicellulaires ou bicellulaires.

Les bractées de l'involucre, normalement étroites et allongées, peuvent devenir cinq fois plus larges dans leur partie basilaire; leur parenchyme peut être composé de 20 assises au lieu de 12 en moyenne; il peut exister 5 faisceaux libéro-ligneux au lieu de 3. Dans les bractées saines, les cellules du parenchyme contiennent de la chlorophylle bien développée, en gros grains, l'endoderme, qui est bien net, et les cellules comprises entre ce dernier et l'épiderme externe, au niveau de la nervure principale, possèdent au contraire des grains moins nombreux et plus petits; le parenchyme des bractées transformées contient uniquement cette deuxième forme de chlorophylle et l'endoderme est bien moins défini. Les bractées des fleurs offrent des modifications analogues.

Les dents du calice qui, à l'état normal, sont formées par des arêtes étroites et raides, deviennent plus épaisses et plus molles et peuvent se couvrir de poils courts. Une coupe transversale dans l'arête saine du calice nous la montre délimitée par un épiderme fortement cutinisé, en dedans duquel se trouve un massif de cellules toutes semblables et au centre un vaisseau ligneux; sous l'influence des larves, l'épiderme perd son épaisse cutine et on distingue une écorce dont les cellules, laissant entre elles des méats, contiennent de la chlorophylle, et un cylindre central dont le bois est formé par trois ou quatre vaisseaux.

La corolle, qui s'épaissit aussi très sensiblement, offre un plus grand développement de son parenchyme, qui ne devient jamais aussi lacuneux que dans les fleurs normales; contrairement à ce qui arrive d'ordinaire, les nervures ont leur tissu moins distinct du parenchyme qui les entoure; très petites dans la corolle saine, leurs cellules deviennent presque aussi grandes que celles du parenchyme environnant; les vaisseaux du bois sont environ trois fois plus larges, de plus les pétales acquièrent de la chlorophylle.

Les étamines sont stériles; des poils peuvent se développer sur le connectif et les sacs polliniques, le plus généralement ces derniers sont réduits à leur épiderme, les grains de pollen ont une paroi bien constituée, à l'intérieur de laquelle se trouve une masse protoplasmique nulle ou très réduite, avec un ou deux noyaux pariétaux.

La paroi carpellaire et la collerette présentent des modifications anatomiques du même ordre que les autres organes; l'ovule, qui a d'ailleurs tous les caractères d'un ovule bien constitué, ne se transforme jamais en graine.

Tanacetum vulgare L.

Attaqué par l'*Hormomyia Tanaceticola* Karsch.

(Planche VII, fig. 28 à 30).

Ce Diptère pond ses œufs sur les capitules du *Tanacetum*; il en dépose un à l'intérieur de une, deux ou rarement trois fleurs / par capitule, et en détermine un accroissement très remarquable (Pl. VII, fig. 28). Alors que les fleurons ont environ $4^{\text{mm}},5$ de long sur $0,^{\text{mm}}75$ de large, ceux dans lesquels se développe une larve atteignent $12^{\text{mm}},5$ de long sur 4^{mm} de diamètre. On n'y reconnaît plus de région ovarienne, la paroi du fleuron délimitant une seule cavité au fond de laquelle se tient le parasite; la région du réceptacle située autour du fleuron attaqué peut être entraînée par le développement de ce dernier, et la base du tube dans lequel vit la larve est formée par une partie du réceptacle; ce qui le prouve bien est que dans cette région du tube s'insèrent des fleurons sains; on peut même rencontrer des fleurs normales prenant leur insertion vers la moitié du tube et même plus haut (Pl. VII, fig. 29).

Les fleurons ainsi transformés acquièrent une couleur verte dans la région basilaire, rouge intense dans la partie terminale. Ils sont terminés par cinq lobes pétales très nets, et la gorge de la corolle est fermée par une touffe circulaire de poils blancs, qui naissent en très grand nombre sur l'épiderme interne; ces poils, mesurant en longueur 1 milli-

mètre, sont ordinairement constitués par deux ou trois cellules basilaires courtes et une longue cellule terminale, légèrement fusiforme. On ne trouve plus trace à l'intérieur d'étamines ni d'ovule.

À la maturité, la paroi des fleurons ainsi attaqués mesure environ 0^{mm},6 d'épaisseur et se trouve constituée par une vingtaine d'assises de cellules (Pl. VII, fig. 30); on n'y reconnaît plus de poches sécrétrices et la structure anatomique est toute différente. Dans la région basilaire, où se tient la larve, on trouve, en dessous d'un épiderme externe à petites cellules, une zone de parenchyme chlorophyllien à cellules arrondies et de dimensions très variables dans la partie externe, à cellules allongées radialement dans la partie interne, puis une zone de sclérenchyme comprenant environ six assises. Ce sclérenchyme *scl.* ne se forme que dans la région qui est en contact avec la larve; plus haut, là où se développe le feutrage de poils, il n'apparaît pas. Il ne se différencie qu'après que le parasite a déterminé l'hypertrophie de la paroi, et à une certaine distance de l'épiderme interne; les cellules qui se trouvent en dedans de cette zone, qui épaissit et lignifie les parois de ses cellules, disparaissent, détruites par la larve; le tissu de sclérenchyme a en quelque sorte pour rôle de faire la part de ce qui doit être dévoré par la larve, de préserver contre elle les tissus plus externes, et aussi de constituer une loge résistante dans laquelle la larve se transforme en nymphe.

La cécidie déterminée sur les feuilles du Hêtre par un autre *Hormomyia* (*H. Fagi*) présente des caractères anatomiques analogues; c'est sans doute à la nature voisine de ces deux espèces de parasites qu'il faut rapporter cette analogie; elle est d'autant plus frappante qu'il est très rare de voir se développer un tel sclérenchyme dans les cécidies florales.

Spiræa Ulmaria L.Attaqué par le *Cecidomyia Engstfeldi* Rübs.

(Planche VIII, fig. 15 et 16).

Cette Cécidomyie, qui dépose normalement ses œufs à la surface inférieure des feuilles de Spirée où les larves déterminent des renflements à l'intérieur desquels elles vivent, peut se développer accidentellement dans les fleurs de la même plante; les modifications qu'elle apporte dans le calice et le réceptacle de ces fleurs sont de même nature que celles qu'on observe dans les cécidies de la feuille.

Les larves déterminent un épaissement de la région où elles vivent; la fleur devient alors irrégulière, de nombreux poils apparaissent à la surface externe des parties hypertrophiées qui acquièrent une coloration rosée ou rouge; certains organes internes peuvent ne pas se développer; si, par exemple, la larve se tient latéralement dans la fleur, les pétales, les étamines et les carpelles de cette région sont empêchés d'arriver à leur constitution normale ou disparaissent complètement.

Les sépales sains (Pl. VIII, fig. 15) sont constitués par six assises de cellules, deux assises épidermiques à cellules relativement petites et quatre assises de parenchyme chlorophyllien; ils mesurent environ 70 μ d'épaisseur; cette épaisseur peut être de 200 μ pour la région attaquée des sépales (Pl. VIII, fig. 16), qui comprennent alors jusqu'à quinze assises, dont presque toutes sont formées par des cellules arrondies, gorgées d'amidon. Les cellules de l'épiderme externe sont fréquemment prolongées par des poils allongés, unicellulaires; celles de l'épiderme interne, en contact avec la larve, sclérifient fortement leur membrane qui peut atteindre 5 μ d'épaisseur; ces cellules ainsi sclérifiées sont très irrégulières de forme; elles peuvent rester petites et isodiamétrales, ou bien s'allonger perpendiculairement à la surface, en se renflant de manières variées vers l'extrémité. Les cellules qui sont situées en dessous de cet épiderme

interne épaississent aussi, en la lignifiant, leur paroi. Ce sclérenchyme épidermique *ép. i.* et sous-épidermique se retrouve dans les cécidies foliaires de la même larve.

Parmi les pétales qui se développent, ceux qui prennent naissance en une région voisine de celle où se tient la larve subissent un épaississement de leur limbe. A l'état sain un pétale présente deux épidermes papilleux (surtout l'épiderme interne) et environ trois assises de parenchyme sans méats, à cellules aplaties suivant le plan du limbe ; dans les pétales qui sont épaissis, les épidermes deviennent moins papilleux et les cellules de parenchyme, dont le nombre peut augmenter légèrement, sont arrondies et laissent entre elles des méats.

Certaines étamines qui s'insèrent sur les bords de la région attaquée, ont leur pollen atrophié ; toutes les parties qui sont opposées à cette région sont normalement constituées.

RÉSUMÉ RELATIF AUX DIPTÉROCÉCIDIES FLORALES

Les Diptéroécidies que nous avons étudiées se distinguent nettement des autres Zoocécidies par le peu de modifications morphologiques que subissent les fleurs attaquées ; nous n'avons pas rencontré de cas de phyllodie analogues à ceux que nous avons observés chez les Hémiptéroécidies, et dont nous constaterons l'existence chez les Phytoptocécidies.

Les organes attaqués subissent le plus souvent une hypertrophie sans que les caractères essentiels de leur structure soient modifiés.

Les cellules hypertrophiées ont un protoplasma plus abondant, un noyau plus gros, un nucléole plus distinct.

La chlorophylle qu'on y rencontre est toujours en grains plus petits que dans les organes sains ; elle se transforme souvent en pigments vers la surface éclairée des organes externes (*Lotus*, *Daucus*, *Tanacetum*, *Spiræa*).

D'après leurs caractères généraux nous pouvons diviser les Diptéroécidies étudiées en 4 groupes :

1° Dans les cécidies de *Raphanus*, *Sisymbrium*, *Lotus*, *Daucus*, on observe des fleurs entières ou des organes particuliers de la fleur (carpelles de *Daucus*) qui s'hypertrophient sans prendre de caractères spéciaux très apparents à première vue.

2° Dans les cécidies de *Veronica* et de *Cerastium*, les fleurs attaquées ne sont pas visibles ou le sont peu, étant entourées par des feuilles qui forment une masse globuleuse à la partie supérieure de la tige.

3° Les cécidies de *Lychnis* et de *Scabiosa* se distinguent par la formation de poils nombreux.

4° Celles de *Tanacetum* et de *Spiræa* sont caractérisées par l'apparition de sclérenchyme.

CHAPITRE SIXIÈME

PHYTOPTOCÉCIDIES FLORALES.

C'est surtout aux travaux récents de M. A. Nalepa et de M. Canestrini qu'on doit les notions exactes que nous avons actuellement sur les Phytoptides; mais ces auteurs ne se sont placés qu'au point de vue zoologique. De nombreux savants, MM. Thomas, Massalongo, Schlechtendal, Kieffer, Löw, se sont occupés de la description sommaire de nombreuses Phytoptocécidies florales.

M. Peyritsch (1) a montré que des fleurs infestées artificiellement par des *Phytoptus* pouvaient présenter des phénomènes de duplication.

Il n'existe, pas plus que pour les Diptéroécidies, de travaux concernant les transformations anatomiques subies par les fleurs, sous l'influence de Phytoptides.

Capsella Bursa-pastoris Mœnch.

Attaqué par le *Phytoptus longior* Nal.

(Planche XII, fig. 16 et 17).

Le port de cette plante est complètement modifié par l'action du *Phytoptus longior*; les axes florifères secondaires sont plus nombreux et les diverses inflorescences sont souvent réduites à une masse ovoïde formée par les feuilles devenues fortement concaves, dont les externes recouvrent toutes les autres, les entre-nœuds restant très courts; à l'aiselle de ces feuilles, à la surface desquelles se développent de nombreux poils, naissent des fleurs profondément atrophiées.

Ce n'est que rarement (Pl. XII, fig. 16) que l'extrémité de

(1) Peyritsch, *Ueber künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten* (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1888, p. 597).

l'inflorescence se dégage de cette masse compacte, en laissant apercevoir les différentes fleurs /"; ces dernières sont virescentes et sont souvent réduites aux quatre sépales qui prennent la forme de petites feuilles velues; on peut trouver en dedans de ces sépales un ou deux pétales et une étamine pétaloïde, qui ont la même apparence que les sépales. Assez rarement tous les organes floraux sont représentés; les deux carpelles sont alors séparés, au moins dans leur partie terminale, et à leur intérieur l'axe se continue, portant quelques petites feuilles. Souvent au contraire les fleurs sont complètement atrophiées /, et on n'y reconnaît plus que de tout petits sépales.

Tous les organes floraux se couvrent de nombreux poils, comme les feuilles attaquées; la plupart de ces poils sont unicellulaires, plus ou moins tordus, se terminent en pointe, et offrent souvent, à quelque distance de leur extrémité, un renflement en forme d'ampoule (Pl. XII, fig. 17); il n'est pas rare qu'ils se ramifient dans une région assez éloignée de leur base et présentent deux branches en V; à côté de ces poils allongés, s'en trouvent d'autres également unicellulaires, mais dont la base, qui reste courte, se ramifie en deux branches s'étalant de façon à donner au poil la forme d'un T surbaissé; chacune de ces branches secondaires peut à son tour se ramifier, presque aussitôt après sa naissance, en deux nouvelles branches.

Les organes floraux transformés, sauf les sépales, prennent, en se développant au contact du *Phytoptus*, une forme des plus irrégulières; leurs bords se replient et se divisent en lobes d'une façon capricieuse. Dans les étamines virescentes on reconnaît ordinairement le filet sous forme d'une lame étroite, allongée, et l'anthère transformée en une lame plus large, plus épaisse et courbée vers l'intérieur de la fleur. Les feuilles carpellaires, dont les bords sont repliés en dedans, offrent sur ces bords de simples émergences correspondant aux ovules.

Tous les organes transformés, feuilles, sépales, pétales.

étamines et carpelles virescents, acquièrent dans cette cécidie les mêmes caractères anatomiques; toutes les cellules constituant le parenchyme deviennent semblables entre elles, polyédriques, sans méats; leur protoplasma est très granuleux, sans grandes vacuoles; leur noyau devient relativement gros, à grains de chromatine isolés, et acquiert un nucléole très net, caractères que nous avons déjà maintes fois signalés, en particulier dans les Diptéroécidies. Les grains de chlorophylle, quand ils existent, sont petits et d'une couleur pâle.

Dans ce cas, les anthères, ordinairement virescentes, ne présentent pas trace de sacs polliniques; il peut arriver que certaines étamines se développent sans subir de virescence; les sacs polliniques, qui peuvent alors se réduire à deux, symétriques par rapport au connectif, offrent les phénomènes d'atrophie qui nous sont familiers; les cellules mères ne peuvent achever leur évolution et constituent en mourant une masse protoplasmique dans laquelle on a peine à reconnaître les différents noyaux, et qui se trouve séparée de l'extérieur par une paroi formée de l'assise épidermique et de l'assise sous-épidermique, cette dernière ne se différenciant pas en assise mécanique.

En résumé, les fleurs du *Capsella Bursa-pastoris* sous l'action du *Phytoptus longior* présentent les modifications suivantes :

1° *Virescence ou atrophie complète de leurs organes.*

2° *Les cellules mères des grains de pollen ne se développent pas ou périssent.*

3° *Les cellules du parenchyme* de tous les organes transformés prennent des caractères particuliers qui doivent être en rapport avec leur nouveau rôle, qui est de nourrir le parasite.

Geranium dissectum L.Attaqué par le *Cecidophyes Schlechtendali* Nal.

(Planche XIII, fig. 1 à 7).

J'ai rencontré en abondance au mois d'août la *Phytoptocécidie* qui va nous occuper, dans la forêt de Carnelle, devant la maison forestière des Rondeaux. Le port de la plante est légèrement modifié ; les fleurs supérieures deviennent plus velues, sont recroquevillées, leurs lobes se replient en gouttière du côté de la face supérieure ; les pédoncules floraux restent plus courts et sont plus ou moins courbés ; les fleurs sont renflées, ne s'épanouissent pas ou mal, leurs pétales ne sont pas apparents ; l'inflorescence attaquée se trouve être plus compacte et plus velue. On n'a pas encore signalé, que je sache, ce parasite sur le *Geranium dissectum*. Nalepa en fait mention dans son catalogue comme vivant sur l'*Erodium cicutarium* L'Hérit.

1° *Changements produits dans la morphologie externe.* —

Les fleurs attaquées sont beaucoup plus globuleuses que les saines et sont couvertes de nombreux poils qui se développent sur toutes les parties florales.

1. *Calice.* — Les sépales sains offrent deux sortes de poils : des poils simples et unicellulaires, terminés insensiblement en pointe et qui se trouvent sur toute la surface des sépales ; d'autres poils, ordinairement tricellulaires, et dont la cellule terminale est fortement renflée en une sorte de boule ; elle est glandulaire et sécrète un liquide sucré glutineux ; ces derniers poils se trouvent surtout sur les bords des sépales et au niveau des nervures.

Les sépales attaqués, souvent inégalement développés, n'offrent presque plus de ces poils à renflement terminal ; on ne rencontre plus guère que des poils rappelant les premiers signalés chez les sépales sains, mais ces poils, dont quelques-uns sont peu modifiés, ou qui même ont tout à fait l'aspect ordinaire, sont en général fortement transfor-

més ; ils deviennent beaucoup plus longs (1 millimètre au lieu de 0^{mm},5), se terminent d'une façon beaucoup plus brusque par une extrémité arrondie, se courbent de diverses manières et deviennent souvent pluricellulaires (deux à quatre cellules).

2. *Corolle*. — Dans les fleurs phytoptosées, les pétales sont très réduits ; ils peuvent ne pas se développer du tout dans les boutons attaqués très jeunes, et sont toujours plus pâles que normalement, restent blancs ou deviennent très faiblement rosés, sans jamais avoir l'intensité de coloration des pétales sains. Ils ne sont jamais plans, mais bosselés et leur contour est toujours irrégulier ; leur nervation reste plus simple et se trouve réduite à trois nervures principales, une médiane et deux latérales, chacune de ces dernières venant rejoindre la première en suivant le bord de chaque lobe ; les nervures accessoires, qui partent de ces trois nervures dans les pétales sains, ne se développent pas.

Vers la base des pétales sains et sur leurs bords, se trouve de chaque côté un petit bouquet de poils ; ils sont simples et se terminent en pointe ; on les retrouve dans les pétales attaqués, mais sur tout le bord de ces pétales, quoiqu'en plus grande abondance dans les régions correspondantes où ils existent normalement ; ils subissent peu de modifications. D'autres poils très petits (50 μ) se rencontrent sur toute la surface des pétales sains ; ils sont composés de trois cellules dont l'extrême est plus grosse que les autres qui sont pour elle comme un support ; ils existent aussi sur les pétales attaqués, mais y sont beaucoup plus grands (150 μ) et peuvent être constitués par 1 à 10 cellules formant une tige terminée par une grosse cellule glanduleuse (Pl. XIII, fig. 2) ; certains de ces poils se ramifient ; il peut exister deux cellules renflées terminant un poil et s'insérant isolément sur la dernière cellule du support ; la seconde cellule renflée peut naître latéralement sur la première ; enfin, des poils ramifiés (Pl. XIII, fig. 1) ont certaines de leurs branches terminées en pointe, d'autres par une cellule renflée.

3. *Étamines*. — Normalement, elles offrent sur les bords de leur filet, dans sa partie inférieure aplatie, de nombreux poils simples, effilés, et sur la partie supérieure rétrécie des poils glanduleux analogues aux poils dont les pétales sont parsemés. Lorsque les étamines sont attaquées alors qu'elles sont déjà bien différenciées, les premiers poils se rencontrent très allongés et très élargis, les autres, également plus grands, offrent un plus grand nombre de cellules ; si les fleurs sont envahies très jeunes, sur les étamines, même à la surface de leurs anthères restant ordinairement lisses, se développent de nombreux poils des deux espèces. Les anthères se dessèchent souvent sans s'être ouvertes, en devenant noires et en restant adhérentes au filet, qui peut à son tour se dessécher et noircir, alors que les pétales restent bien vivants.

Pistil. — On trouve toutes les transitions dans les fleurs attaquées entre les carpelles normaux et des carpelles complètement libres et ouverts ; les ovaires sont toujours très peu renflés, ce qui correspond à un manque de développement des ovules ; les carpelles attaqués offrent les mêmes poils que les sains, à savoir des poils unicellulaires pointus et des poils à cellule terminale renflée ; mais ces derniers, modifiés d'ailleurs comme sur les sépales, sont beaucoup moins nombreux ; on trouve surtout des poils unicellulaires qui deviennent très longs.

2° *Changements produits dans la structure anatomique*. — A côté de ces modifications tout extérieures, qui ne changent pas en somme beaucoup l'aspect des parties attaquées, il s'en produit de profondes dans tous les tissus, et ces dernières vont nous montrer combien le parasite externe auquel elles sont dues, amène de perturbations dans la manière d'être des cellules, et non seulement de celles qui sont directement en relation avec le *Phytoptus*, mais des plus internes. Faisons, pour nous en convaincre, l'anatomie comparée des différentes parties appartenant à des plantes saines et à des plantes attaquées.

1. *Feuille*. — Le limbe d'une feuille saine a environ 90 μ d'épaisseur et comprend en moyenne six à sept assises de cellules dont les deux épidermes, deux assises palissadiques et deux à trois assises pour la zone lacuneuse ; de place en place, les cellules exodermiques supérieures en palissade sont remplacées par de grandes cellules sans chlorophylle, contenant une macle rayonnée d'oxalate de chaux.

Les feuilles attaquées ont un limbe beaucoup plus épais (200 μ en moyenne) ; le nombre des assises est quelquefois un peu plus considérable (7 à 8), mais surtout les cellules sont beaucoup plus grandes ; plus l'attaque a commencé de bonne heure, moins il y a de distinction entre les deux zones lacuneuse et palissadique ; les deux zones contiennent toujours des grains de chlorophylle. Les épidermes offrent des modifications cellulaires très nettes ; leur protoplasme devient granuleux, se colore énergiquement par le carmin, le noyau acquiert des dimensions beaucoup plus considérables ; les cellules exodermiques à cristaux d'oxalate de chaux n'existent plus. Il n'est pas rare de rencontrer des cellules épidermiques mortes et presque desséchées à côté d'autres parfaitement vivantes ; il est permis de se demander si ce ne sont pas des cellules qui, après avoir servi à la nourriture des *Phytoptus*, ont été abandonnées par ceux-ci, et n'ont pu continuer à vivre dans ces conditions, sans l'excitation qui les avait modifiées. On trouve aussi souvent des vaisseaux du bois obturés et morts ; on peut s'imaginer aussi que la circulation de la sève puisse être troublée par la vie anormale de la feuille qui s'adapte ainsi à des fonctions nouvelles.

2. *Calice*. — L'épiderme supérieur des sépales sains, vu de face, se montre comme constitué par des cellules de 100 μ de long sur 20 μ de large, à cloisons ondulées ; les cellules épidermiques attaquées sont beaucoup moins régulières ; elles ont environ 80 μ de long sur 40 μ de large. Si on fait une coupe transversale dans le sépale sain (Pl. XIII, fig. 3), on rencontre en dessous de l'épiderme supérieur présentant

des stomates au niveau des nervures, une assise *s. ép.* sans chlorophylle de cellules à macles rayonnées d'oxalate de chaux ; cette assise ne s'interrompt qu'au niveau des nervures ; entre cette assise et l'épiderme inférieur existent de deux à quatre assises de tissu lacuneux ; l'épiderme inférieur présente des stomates dans toute son étendue ; l'épaisseur du limbe des sépales entre les nervures est en moyenne de 70 μ .

Cette épaisseur devient beaucoup plus grande dans les sépales attaqués (environ 120 μ) (Pl. XIII, fig. 6) ; on ne voit plus de stomates sur aucun épiderme ; toutes les cellules épidermiques internes sont différenciées dans le même sens et subissent la même transformation que les cellules épidermiques de la feuille. L'assise à oxalate devient irrégulière dans les sépales les moins attaqués, c'est-à-dire dans ceux où l'attaque a commencé le plus tard ; elle n'existe plus que par plage ; les cellules non différenciées deviennent semblables aux cellules chlorophylliennes de la zone lacuneuse ; dans les sépales les plus transformés il n'y a plus du tout d'assise à cristaux ; cette assise exodermique ne se distingue plus des autres, du moins par le contenu de ses cellules ; car celles-ci présentent le plus souvent une forme différente, allongée, rappelant celle d'une assise palissadique.

Il arrive fréquemment que les sépales présentent des épaisissements locaux sur la face externe, ils sont alors produits par des cellules épidermiques qui se sont divisées, ou bien sur la face interne, où ils proviennent d'un dédoublement local de l'assise à cristaux. Les cristaux d'oxalate, qui disparaissent ainsi de l'assise exodermique interne, peuvent apparaître isolément dans d'autres régions où ils n'existent pas normalement ; on peut en rencontrer dans des cellules de n'importe quelle assise de la zone lacuneuse.

En somme l'action du *Cecidophyes* a pour résultat de rapprocher la constitution des sépales de celle d'une feuille ordinaire ; rien d'essentiel ne distingue la coupe d'une feuille de celle d'un sépale lorsque les deux organes ont été

attaqués très jeunes, et si le sépale est attaqué un peu plus tardivement nous voyons se constituer une assise exodermique qui a, nous l'avons signalé, l'aspect d'une assise en palissade. Dans les feuilles comme dans les sépales atteints les grains de chlorophylle deviennent moins nombreux. Les cellules de l'épiderme interne et celles de l'épiderme externe, dans toutes les parties qui sont recouvertes par un autre sépale, c'est-à-dire toutes les cellules qui sont en contact avec le parasite, sont très agrandies ($50\ \mu$ sur $30\ \mu$ au lieu de $15\ \mu$ sur $20\ \mu$); le noyau devient énorme (par exemple $38\ \mu$ sur $8\ \mu$ au lieu de $4\ \mu$ sur $2\ \mu$), le nucléole s'agrandissant dans les mêmes proportions.

3. *Corolle*. — Les cellules épidermiques des pétales sains, allongées à la base et vers les nervures, le sont beaucoup moins entre les nervures, et offrent des replis analogues à ceux que présentent les cellules des feuilles de Pin; dans les pétales atteints, cette différenciation n'existe pas; les cellules ont toutes un contour régulier, mais ne sont plus orientées dans le sens de l'allongement du pétale. Entre les deux épidermes les pétales sains ont deux assises de cellules qui offrent, au moment de l'épanouissement de la fleur, de grands méats; ces derniers ne se forment jamais dans les pétales atteints dont le tissu reste compact; les cellules épidermiques offrent toujours les mêmes modifications.

4. *Étamines*. — Les sacs polliniques sains offrent en-dessous de l'épiderme une assise mécanique qui ne se différencie jamais dans les anthères des étamines atteintes; j'ai toujours vu dans celles-ci les grains de pollen arriver à leur formation, mais ils offrent tous les degrés d'atrophie; ils se vident pour ainsi dire de leur protoplasma alors qu'ils sont plus ou moins bien constitués; le contenu cellulaire apparaît très clair entre les parois normalement différenciées, mais affaissées à la façon des parois d'une outre qui se vide; ce phénomène se produit soit avant, soit après la division du noyau primitif. On voit en *cr.* de la figure 7 de la Planche XIII, représentant un sac pollinique attaqué, une

cellule à macle d'oxalate de chaux ; on n'en rencontre jamais dans le tissu des anthères saines. L'épiderme des étamines (filet et anthères) subit les modifications ordinaires, il en est de même de l'épiderme des carpelles.

5. *Pistil*. — Nous avons dit plus haut que les carpelles sont plus ou moins dissociés ; il peut arriver aussi que leur nombre soit différent de 5 (4 ou 6) ; ces variations dans le nombre des carpelles, comme dans celui des étamines, se rencontrent bien quelquefois chez les fleurs saines, mais elles sont tellement plus fréquentes dans les fleurs attaquées qu'il nous semble très fondé d'en voir la cause dans l'excitation du parasite, au voisinage du point végétatif ; certains carpelles peuvent être ouverts dès la base.

On sait que les différents styles se soudent normalement et forment au centre de la colonne styloïde un tissu fibreux ; les stigmates libres offrent un épiderme papilleux ; au maximum de transformation les carpelles complètement libres et ouverts n'ont pas de régions styloïde et stigmatique tranchées, ne possèdent pas de tissu fibreux correspondant à la colonne styloïde et les papilles stigmatiques sont à peine indiquées par un léger allongement des cellules épidermiques. Dans les fleurs attaquées tardivement, les parasites n'entravent pas l'allongement de la colonne styloïde qui peut même devenir très sensiblement plus longue et surtout plus grosse que normalement. Les ovules ne sont jamais fécondés et se dessèchent dans la cavité ovarienne qui continue cependant à se développer un peu, en plissant ses parois.

En résumé, le *Cecidophyes Schlechtendali* modifie toutes les parties florales du *Geranium dissectum*, les détourne de leurs fonctions ordinaires et les transforme en organes nourriciers (transformation des épidermes, des poils, etc.).

A côté de ces modifications qui sont utiles au parasite il s'en produit qui ne lui servent en rien ; tels sont la diminu-

tion partielle et totale des pétales, les changements survenant dans le nombre des pétales, des étamines, des carpelles. L'hypothèse la plus naturelle qu'on soit tenté de faire pour les expliquer consiste à penser, étant donné qu'ils se produisent surtout dans les boutons attaqués très jeunes, que les parasites blessent le point végétatif et y produisent une division anormale des cellules. Nous avons dit que le type change aussi dans les fleurs saines, mais dans ce cas il change en même temps pour tous les cycles; les choses se passent beaucoup plus irrégulièrement dans les fleurs phytosées. J'ai cherché si on ne pourrait pas déterminer expérimentalement des changements dans le nombre des parties constitutives des cycles floraux, et j'ai tenté de les produire sur une plante de la même famille, le *Pelargonium zonale*, en comprimant simplement les jeunes boutons entre le pouce et l'index; à la suite de ce traitement brutal la plupart des boutons se desséchaient et tombaient; parmi ceux qui parvenaient à s'épanouir, quelques-uns offraient des modifications du genre de celles qui viennent de nous occuper; dans l'un, par exemple, j'ai trouvé 5 sépales, 4 pétales bien développés et colorés et un fort réduit non coloré, 8 étamines et 4 carpelles; le pétale atrophié était de plus soudé à la lame formée par les filets soudés; les *Phytoptus* amèneraient dans le point végétatif des perturbations analogues à celles qui sont produites par la compression.

J'ai observé à Perros (Côtes-du-Nord) un fait de duplication produit nettement par la compression des jeunes boutons. De nombreux pieds de *Ranunculus Flammula* se trouvaient dans un large fossé desséché, placé entre une route et une haie; des animaux traversaient ce fossé pour se rendre à une prairie, par une ouverture ménagée dans la haie; sur toute la partie battue par les pieds de ces animaux presque toutes les fleurs étaient doubles, alors qu'on n'en observait pas une seule ailleurs.

J'ai répété cette expérience sur des pieds de *Ranunculus*

bulbosus qui, piétinés souvent, pendant un mois, m'ont donné plusieurs fleurs doubles.

Daucus Carota L.

Attaqué par le *Phytoptus*? *Sp.*

Il n'a pas été jusqu'ici signalé de *Phytoptocécidie* sur la Carotte; celle que j'ai pu étudier m'a été fournie par M. Giard, qui l'a récoltée à Wimereux. Le seul *Phytoptus* signalé sur des Ombellifères est le *P. Peucedani* Cn., qui déforme les fleurs de l'*Orlaya grandifolia* et du *Peucedanum venetum* Koch. Celui de la Carotte me paraît être une espèce distincte.

Le parasite transforme d'une manière notable les inflorescences dans lesquelles il vit, en y produisant une virescence très accentuée, analogue à celle que nous avons observée chez le *Torilis Anthriscus* attaqué par l'*Aphis*? *Anthrisci*. A l'état sain l'involucre est constitué par des bractées présentant un lobe médian et deux latéraux lancéolés, les involucelles par des bractées simples; lorsqu'elles ont été modifiées par le *Phytoptus* ces deux sortes de bractées ne se distinguent plus que par leur taille; elles sont toutes formées par de petites feuilles larges, crépues, à nombreuses dents aiguës, qui se disposent dans des plans différents; presque tous les rayons des ombellules se prolongent au delà de la fleur qui les termine normalement, par un certain nombre (jusqu'à 5 ou 6) de pédoncules floraux secondaires, qui peuvent à leur tour présenter le même phénomène, de sorte qu'au delà de la fleur normale on observe une inflorescence irrégulièrement ramifiée deux ou trois fois. Les derniers rayons portent souvent, au centre de la fleur terminale, une série de petites fleurs presque sessiles, pressées les unes contre les autres, pouvant être au nombre de 5 à 10, entre lesquelles se trouvent une quantité considérable de parasites, et qui ne s'ouvrent jamais.

Les fleurs qui sont prolongées par l'axe se réduisent généralement à leurs pétales qui prennent une coloration verte

plus ou moins accentuée; quelquefois les deux carpelles sont représentés par deux petites feuilles opposées, également vertes, et ce n'est que dans des cas très rares que les étamines se développent. Les fleurs qui terminent les axes, de quelque ordre qu'ils soient, présentent des pétales à deux ou trois lobes aigus; c'est une transformation analogue à celles que subissent les bractées de l'involucre et de l'involucelle; je n'y ai jamais rencontré d'étamines complètement virescentes; lorsqu'elles se développent, elles offrent des sacs polliniques où les grains de pollen n'arrivent pas à leur constitution normale et sont arrêtés plus ou moins tard dans leur évolution, depuis le stade de cellules mères jusqu'à celui où leur paroi définitive est différenciée; l'assise sous-épidermique ne prend pas les caractères d'assise mécanique.

On trouve toutes les transitions entre les carpelles soudés à ovaire infère et les carpelles à ovaire supère, ou complètement libres et ouverts; lorsque l'ovaire est supère il est toujours petit et les styles correspondants sont ordinairement virescents; je n'ai pas observé dans ces carpelles la formation du second ovule que nous avons vu apparaître chez le *Torilis Anthriscus* attaqué par un Puceron et que M. G. Bonnier a signalé dans des exemplaires tératologiques de Carotte.

Tous les organes attaqués présentent, surtout dans les régions superficielles en contact avec les parasites, des cellules à protoplasma granuleux, à gros noyau présentant un nucléole très apparent; les cellules épidermiques ainsi transformées se dessèchent souvent, comme il arrive dans la Phytoptocécidie que nous allons étudier. Les grains de chlorophylle sont, dans les régions attaquées directement par les *Phytoptus*, beaucoup plus petits et moins foncés que les grains normaux. Ces caractères présentés par les cellules sont les plus constants parmi ceux que nous aurons l'occasion de rencontrer dans les Phytoptocécidies.

Origanum vulgare L.Attaqué par le *Phytoptus Origani* Nal.

Ce *Phytoptus* vit dans les inflorescences de la Marjolaine et empêche le développement normal des fleurs. On sait que dans les inflorescences saines on aperçoit les fleurs entremêlées de bractées violettes, à contour simple et extrémité aiguë; lorsque le *Phytoptus* les envahit, il se développe un grand nombre de feuilles poilues, à contour denté, vertes, analogues, comme forme, aux feuilles caulinaires; les axes correspondant aux axes floraux normaux ne portent ordinairement pas de fleurs, mais seulement des feuilles qui se recouvrent étroitement les unes les autres, et dont l'ensemble forme une masse dure très compacte.

On rencontre rarement quelques fleurs à un état peu avancé de développement, et dans lesquelles on reconnaît le calice, la corolle, relativement bien constitués, les étamines à l'état de simples émergences, et les carpelles représentés par de petites feuilles libres portées sur un axe assez développé au-dessus de la région d'insertion des étamines, et entre lesquelles cet axe se termine par un petit mamelon conique. Les poils qui apparaissent sur toutes les feuilles attaquées sont pluricellulaires et souvent ramifiés.

Les bractées, sépales, pétales, étamines et carpelles virecents acquièrent une structure anatomique identique, qui remplace les différenciations particulières correspondant à ces organes à l'état sain. Toutes les cellules du parenchyme deviennent semblables, elles ne laissent pas de méats entre elles; les grains de chlorophylle, qui n'existent plus que dans les bractées, y sont petits; les cellules épidermiques et une ou deux assises de cellules en dessous de l'épiderme prennent, dans les régions où se tiennent les parasites, des caractères rappelant ceux que nous avons signalés pour toutes les cellules parenchymateuses du *Capsella* et du *Geranium* attaqués par des *Phytoptus*; leur protoplasma, très dense, granuleux, contient un noyau hypertrophié à nucléole très

distinct; les cellules épidermiques, après avoir acquis ces caractères, se dessèchent souvent; il est probable que cette dessiccation survient dans une région lorsque les parasites la quittent, après y avoir déterminé ces modifications dans le contenu cellulaire; les cellules, qui ont, sous l'action des *Phytoptus*, transformé leur mode de vie, ne peuvent vraisemblablement continuer à vivre que sous l'excitation continue des parasites; si ceux-ci viennent à faire défaut, les cellules abandonnées à elles-mêmes ne peuvent plus remplir le rôle qu'elles ont dans l'association parasitaire et qui, selon toute vraisemblance, consiste à sécréter un liquide servant de nourriture aux *Phytoptus*; elles ne peuvent non plus reprendre leurs fonctions normales; elles n'ont donc plus qu'à périr et à se dessécher.

Dans quelques cas, certains axes floraux, moins attaqués que le reste de l'inflorescence, se développent à peu près normalement; mais les étamines ne possèdent à l'intérieur de leurs anthères que des grains de pollen réduits à leur membrane; l'épiderme seul forme la paroi des sacs polliniques, ou bien on trouve en dessous de lui une assise qui n'acquiert pas les ornements caractéristiques de l'assise mécanique; les ovules avortent également.

***Salvia pratensis* L.**

Attaqué par le *Phytoptus Salviæ* Nal.

Les feuilles du *Salvia pratensis* sont assez communément attaquées par ce *Phytoptus*, qui détermine en certaines régions des boursoflures longuement velues, ainsi que le reploiement des bords du limbe, quand c'est à la périphérie des feuilles qu'il s'établit. Accidentellement les fleurs sont envahies; l'attaque est ordinairement circonscrite au calice; quelquefois la partie terminale des pétales dépassant le calice est aussi modifiée; il en est de même, mais très rarement, du style vers son extrémité. Jamais je n'ai rencontré d'étamines transformées.

Le calice, sous l'action du *Phytoptus*, se renfle et se couvre

de nombreux poils; ses dents se prolongent beaucoup et deviennent plus molles; les poils développés par les parasites sont semblables sur tous les organes attaqués; ils sont de deux sortes : les uns, très longs, grêles, pluricellulaires, à paroi incolore, n'offrent pas de ramifications; les autres, encore plus longs et également pluricellulaires, sont ramifiés de façon très capricieuse, et la paroi de leurs cellules présente une couleur brune; les transitions qui existent entre ces deux sortes de poils permettent de penser que les seconds représentent un état plus âgé des premiers. Les poils normaux des sépales et des pétales, formés de 3 ou 4 cellules dont la terminale est renflée et glutineuse, deviennent plus rares dans les régions attaquées.

Alors que le calice sain est constitué, entre les nervures, par un épiderme externe assez fortement cutinisé, un parenchyme chlorophyllien très lacuneux formé d'environ 3 assises de cellules, et un épiderme interne peu cutinisé, formé de petites cellules, à dimensions 5 ou 6 fois moindres que pour l'épiderme externe, le calice attaqué présente, dans la région correspondante, deux épidermes semblables à cellules aplaties, sans cutine, très souvent prolongées en poils, et un parenchyme encore lacuneux, mais beaucoup moins que dans les sépales sains, comprenant 5 ou 6 assises; la chlorophylle y est en grains moins gros, moins nombreux et moins colorés.

Les modifications anatomiques présentées par les pétales sont de même ordre. A l'état normal, leur épiderme externe est très cutinisé, l'interne est papilleux et ses cellules sont beaucoup plus hautes que larges; en dedans de ces deux épidermes se trouvent, entre les nervures, environ 3 assises de cellules formant un parenchyme fortement lacuneux. Sous l'action du parasite, l'épiderme externe perd toute cutine, l'interne est formé de cellules aplaties; 5 assises contribuent à la formation du parenchyme.

Les étamines, dont l'aspect est normal, gardent tous les caractères de l'état sain; leurs grains de pollen sont bien

constitués, ainsi que l'assise mécanique. Il en est de même des carpelles ; si la corolle n'est pas très transformée vers son extrémité, la fleur peut s'épanouir, la déhiscence des étamines s'opère et les ovules fécondés peuvent donner des graines, à moins que le pédoncule floral correspondant ne soit lui-même très attaqué et hypertrophié.

En résumé, sous l'action du *Phytoptus Salviæ*, les fleurs du *Salvia pratensis* offrent les modifications suivantes :

- 1° *Développement de poils* dans les régions attaquées ;
- 2° *Suppression de la différenciation morphologique des épidermes* ;
- 3° *Disparition de la cutine* ;
- 4° *Modification de la chlorophylle* ;
- 5° *Stérilité*, lorsque la fleur ne s'épanouit pas, mais organes sexuels ordinairement normaux.

Stachys Betonica Benth.

Attaqué par le *Phytoptus solidus* Nal.

(Planche XIV, fig. 10 à 13).

Les plantes attaquées, que j'ai récoltées à Perros (Côtes-du-Nord), présentaient différents degrés d'érinose ; la plupart avaient leurs feuilles caulinaires seules envahies ; le parasite se développait, ailleurs, sur la tige et les bractées florales ; les fleurs pouvaient à leur tour abriter les *Phytoptus* ; l'aspect de cette cécidie est à peu près le même que pour celle de la Sauge.

Le calice, qui à l'état sain est allongé, présente cinq côtes bien nettes et des dents aiguës, devient plus court et renflé ; ses dents sont obtuses et molles ; il est tout entier couvert d'un épais feutrage de poils ; la bractée qui se trouve contre le calice est attaquée en même temps que lui et subit les mêmes modifications.

L'extrémité de la corolle, qui apparaît dans le bouton, entre les dents du calice, peut aussi abriter les parasites au milieu de poils qui se développent sur les deux lèvres, mais

surtout sur la lèvre supérieure qui recouvre l'autre presque entièrement; lorsque la fleur va s'épanouir, la corolle s'allonge beaucoup et ses touffes de poils sont entraînées loin du calice.

Les étamines sont aussi parfois attaquées dans la région des anthères; les mêmes poils y apparaissent, ainsi que sur les carpelles, qui présentent assez souvent des phénomènes de virescence.

Les poils qui se développent sur les différents organes envahis sont pluricellulaires, le plus ordinairement ramifiés d'une façon irrégulière (Pl. XIV, fig. 10); chacune de leurs cellules possède un gros noyau, à nucléole très distinct, à chromatine peu dense; ces caractères, que nous avons reconnus aux cellules de plusieurs parenchymes modifiés par des *Phytoptus*, n'appartiennent ici qu'aux poils; nous ne les retrouverons pas, par exemple, dans le calice transformé par le *Phytoptus solidus*.

Le calice sain est constitué dans sa partie supérieure par un épiderme externe à grandes cellules nettement cutinisées, un épiderme interne à cellules petites, aplaties, et trois assises de parenchyme chlorophyllien lacuneux. Sous l'action du parasite, l'épiderme externe devient semblable à l'épiderme interne, ne possède plus de cutine et devient irrégulier par suite de la formation des poils; on compte 3 ou 4 assises de parenchyme à cellules moins aplaties, plus polyédriques, contenant des grains de chlorophylle plus petits et moins colorés que dans les sépales normaux. Au niveau de la région ovarienne, on trouve dans le calice sain, contre l'épiderme interne, un arc continu de sclérenchyme; ce sclérenchyme n'existe plus dans les sépales attaqués que de place en place, et les cellules qui le constituent possèdent une paroi beaucoup moins épaissie; la nervation peut devenir très irrégulière sous l'action des parasites. Les régions attaquées de la corolle présentent des modifications analogues. Les étamines restent le plus souvent normales et leurs sacs polliniques contiennent des grains de pollen bien

constitués; dans quelques cas, lorsque l'attaque est assez accentuée, on ne retrouve à leur intérieur que les membranes des grains de pollen, et l'assise mécanique ne se différencie pas.

Nous avons dit qu'assez souvent les carpelles deviennent virescents; ils s'isolent plus ou moins l'un de l'autre et peuvent s'ouvrir; on voit alors nettement qu'il existe deux carpelles dont chacun développe deux ovules, un sur chaque bord placentaire; la loge ovarienne, primitivement unique pour chaque carpelle, se divise en deux ultérieurement par une cloison issue de la région correspondant à la nervure médiane; cette cloison ne se forme pas quand le carpelle s'ouvre et celui-ci porte ses ovules sur ses bords libres; la cloison peut même faire défaut alors que la loge reste bien fermée; souvent un seul carpelle donne des ovules. Les styles deviennent indépendants aussi et chacun peut être divisé dès la base en deux lames portant de distance en distance, et surtout vers l'extrémité, de longs poils disposés sur de petites émergences des bords de ces lames (Pl. XIV, fig. 11). Quelquefois la virescence est telle qu'on trouve, au lieu du pistil normal, deux feuilles velues, à lobes très nombreux, disposés dans différents plans; on ne voit plus trace d'ovule.

Parmi les ovules que j'ai examinés, la plupart ne présentaient rien de particulier, si on excepte la stérilité, mais l'un d'eux (Pl. XIV, fig. 12 et 13) offrait un phénomène assez inattendu; dans son sac embryonnaire se trouvaient un grand nombre de poils *p.*, qui apparaissaient comme des prolongements des cellules internes du nucelle, bordant le sac embryonnaire, surtout dans la partie voisine du micropyle; au milieu de ce sac embryonnaire, se trouvait en outre, les poils y pénétrant, un massif cellulaire irrégulier, parfaitement indépendant du nucelle, formé soit par l'embryon, soit par l'albumen; il est d'ailleurs vraisemblable que ce massif cellulaire était formé par l'albumen, car on sait que ce tissu se forme par des cellules s'isolant les unes des autres, ce qui permettrait d'expliquer la continuation des poils issus du nucelle à

l'intérieur de ce massif. La formation de tels poils dans une cavité parfaitement close, où ne peuvent pénétrer les *Phytoptus*, est un exemple particulièrement net de l'action d'un parasite s'exerçant à distance; l'Acarien ne modifie pas seulement la cellule qui est à son contact direct, mais aussi toute une zone située en surface et en profondeur à une certaine distance de cette cellule.

En résumé, les fleurs du *Stachys Betonica*, sous l'action du *Phytoptus solidus*, subissent les principales modifications suivantes, sans parler de celles qui sont analogues aux modifications que nous avons signalées pour la Sauge :

1° *Virescence des carpelles*, qui renseigne sur la constitution normale du pistil des Labiées ;

2° *Formation de poils nucellaires* dans la cavité du sac embryonnaire.

Bromus secalinus L., Br. erectus Huds., et Br. tectorum L.

Attaqués par le *Phytoptus tenuis* Nal. et le *Phyllocoptes dubius* Nal.

(Planche XIII, fig. 8 à 18, et Planche XIV, fig. 1 à 9).

Plusieurs espèces de Bromes ont leurs épillets attaqués par des *Phytoptus*, qui amènent dans leur structure de profondes modifications. Frauenfeld (1) donne une description sommaire d'épillets de *Bromus erectus* « envahis par des Acariens et qui sont, de ce fait, grossis jusqu'à 3 et 4 fois en diamètre; ils sont étroitement fermés, les organes floraux sont amollis ». Fr. Löw (2) décrit plus tard dans le *Bromus mollis* une *Phytoptocécidie* tout à fait analogue à celle de Frauenfeld. Thomas (3) a signalé aussi une modification d'un autre ordre produite par des *Phytoptus* dans le *Festuca ovina*, dont les fleurs supérieures deviennent virecentes par

(1) Frauenfeld, *Zoologische Miscellen* (Verhandl. der Zool. bot. Gesellschaft in Wien, t. XIX, 1869, p. 938).

(2) Fr. Löw, *Beiträge z. Naturg. der Gallmilben* (K. k. Zool. bot. Gesellsch. in Wien, Bd XXIV, Abhandl. 1873, p. 4).

(3) Thomas, *Hallische Zeitschrift für die gesamt. Naturw.*, 1877, p. 385.

la multiplication des glumelles. Schlechtendal (1) signale des *Phytoptus* dans les épillets des *Bromus arvensis* L., *Br. erectus* Huds., *Br. mollis* L., *Br. racemosus* L., *Br. sterilis* L., *Br. tectorum* L. J'ai rencontré deux *Phytoptides*, le *Phytoptus tenuis* Nal. et le *Phyllocoptes dubius* Nal. vivant en association dans l'inflorescence des *Br. secalinus*, *Br. erectus* et *Br. tectorum*.

1° *Changements produits dans la morphologie externe.* — Les figures 8, 9, 10 et 11 de la Planche XIII donnent une idée des transformations que subissent les épillets envahis par les Acariens ; la figure 8 représente une inflorescence de *Bromus tectorum* dont tous les épillets sont complètement attaqués ; les figures 9, 10 et 11, des épillets de *Br. secalinus*, le premier sain, le deuxième attaqué dans sa partie terminale, le troisième envahi dans toutes ses fleurs. Les glumelles des fleurs atteintes s'accroissent en largeur et en longueur ; elles deviennent plus molles et se recouvrent les unes les autres par leurs bords, dans presque toute leur longueur, de façon qu'on ne distingue plus les différentes fleurs dont l'ensemble forme une masse ovoïde, alors que les fleurs saines sont parfaitement distinctes et écartées les unes des autres. La couleur des glumelles est aussi différente, beaucoup plus pâle que celle des glumelles normales.

Les transformations que subissent les différentes fleurs sont d'autant plus profondes que la fleur est plus voisine du sommet de l'épillet, c'est-à-dire qu'elle est attaquée plus jeune. Voici comment se passent le plus souvent les choses pour le *Br. secalinus* que nous aurons maintenant uniquement en vue, nous réservant de donner en quelques mots les différences de détail que présentent les cécidies des deux autres espèces.

Supposons qu'à la base nous ayons une ou deux fleurs qui restent saines ; elles présentent, pour les échantillons que j'ai eus à ma disposition, des fruits bien développés et voisins

(1) Schlechtendal, *Die Gallbildungen* (Jahresber. d. Ver. f. Nat. zu Zwickau, 1890).

de leur maturité. Les fleurs plus haut placées dans l'épillet, et que nous supposons attaquées, sont bien moins avancées dans leur développement, ou plutôt elles sont restées jusqu'à ce moment à une phase très antérieure de leur évolution, à celle que présente une fleur qui va s'ouvrir; c'est un caractère commun à beaucoup de cécidies de conserver aux organes attaqués une constitution morphologique voisine de celle qu'offrent ces organes sains au moment où ils sont envahis par le parasite.

La première des fleurs attaquées a sa glumelle inférieure agrandie; la glumelle supérieure présente sur ses deux carènes de nombreuses petites dents assez serrées, au lieu de grandes écartées les unes des autres; de plus, il se produit une petite échancrure vers l'extrémité de cette glumelle dans son plan de symétrie; les glumelles existent, sans présenter de forme particulière; les étamines ont un filet épais et raccourci; les anthères, qui ont cessé d'être oscillantes pour devenir basifixes, offrent souvent sur la paroi de leurs sacs polliniques, et surtout aux extrémités, quelques poils trapus; les styles, normalement courts et couverts de nombreux et très longs poils, s'allongent tandis que les poils deviennent moins nombreux et surtout plus courts.

La deuxième fleur présente une glumelle inférieure encore plus molle que la précédente; la glumelle supérieure s'échancre davantage et devient nettement bifide (Pl. XIII, fig. 13); les étamines sont plus réduites que dans la première fleur attaquée; le filet en est plus gros, plus court, et les dimensions des anthères sont considérablement réduites; l'ovaire s'ouvre et présente une boutonnière *b.* dans la partie qui regarde la glumelle supérieure (Pl. XIV, fig. 6); les deux styles se présentent comme les prolongements des deux parties de l'ovaire situées de chaque côté de cette boutonnière; ils sont encore plus longs que les précédents et leurs poils stigmatiques se raccourcissent et se ramifient (Pl. XIV, fig. 9).

Dans les deux fleurs qui suivent, les modifications sont encore plus profondes. Les glumelles inférieures sont de plus

en plus larges et molles; les glumelles supérieures se sont tellement échancrées qu'elles se réduisent à deux lames parfaitement isolées l'une de l'autre, et qu'on serait tenté de prendre pour les glumellules, n'était la situation qu'elles occupent par rapport aux autres organes floraux; cette confusion serait d'autant plus facile que, précisément à ce degré de transformation, les glumellules, jusqu'alors présentes, disparaissent le plus souvent. Les étamines offrent tous les états intermédiaires entre celui que nous venons de décrire et le suivant (Pl. XIII, fig. 14): le filet porte de chaque côté deux lames très développées qui se continuent à la partie supérieure, où elles sont formées par les sacs polliniques, et de manière à constituer à droite et à gauche de la partie centrale de l'étamine (filet et connectif) une sorte de gouttière; souvent la partie extrême des sacs polliniques ne se transforme pas ainsi et reste compacte. Le pistil, dans l'état de transformation la plus grande, a la forme d'une lame foliacée épaisse, recourbée sur ses bords et bifide à son extrémité.

La dernière ou les deux dernières fleurs sont simplement réduites à leur glumelle inférieure.

Revenons avec un peu plus de détail sur les transformations morphologiques des différents organes floraux.

La glumelle inférieure saine (Pl. XIII, fig. 12) présente une arête parfaitement droite, qui se continue dans le limbe par trois petites nervures; on reconnaît de chaque côté deux autres nervures plus accentuées. Lorsque ces glumelles sont attaquées, leur arête devient sinueuse; elle se continue par les trois nervures normales auxquelles peuvent s'ajouter deux autres intermédiaires; chaque moitié de la glumelle offre en outre trois ou quatre nervures, au lieu de deux, et sa bordure membraneuse devient beaucoup plus large; à mesure que le nombre des nervures augmente, celles-ci sont moins apparentes. L'arête des glumelles inférieures les plus attaquées devient très courte ou nulle; ces glumelles très larges se recouvrent elles-mêmes par leurs bords; elles sont plus ou moins plissées transversalement.

La glumelle supérieure saine est grossièrement rectangulaire; elle offre deux carènes aiguës; l'arête de chaque angle porte extérieurement des poils raides assez longs et espacés; entre deux de ces poils, s'en trouvent deux ou trois très petits. Lorsque les glumelles supérieures sont attaquées par les *Phytoptus* elles offrent d'abord vers le haut une simple fente médiane et longitudinale; puis cette fente s'accroît et isole dans la région terminale les deux carènes dont l'angle s'arrondit; les poils épineux deviennent beaucoup plus courts et plus rapprochés; ceux qui se trouvent entre eux s'allongent au contraire, si bien que tous peuvent être semblables et pressés les uns contre les autres; lorsque les deux moitiés de la glumelle sont complètement isolées, elles n'offrent plus trace de ces poils.

La transformation de la glumelle supérieure en deux organes foliacés nettement distincts, naissant sur l'axe en deux points éloignés l'un de l'autre, amène à la regarder comme formée par deux feuilles dont les nervures médianes correspondent à la double carène de cette glumelle. Ce n'est pas que nous pensions qu'il faille toujours accorder aux faits tératologiques, et surtout pathologiques, une grande valeur au point de vue morphologique, mais dans ce cas particulier des organes floraux des Graminées, dont la nature est si discutée, les transformations qu'ils sont amenés à subir par différentes causes peuvent apporter leur part de lumière.

D'abord, ne peut-on pas dire que si les deux moitiés des glumelles supérieures se séparent, cela tient à ce que le tissu très mince qui forme toute la partie médiane de cet organe ne se développe pas par suite de l'action des parasites? Dans ce cas, cette transformation d'un organe impair en organe pair n'aurait évidemment aucune signification au point de vue morphologique. Mais remarquons que les glumellules, que les lames qui se développent sur les côtés des étamines ne sont pas plus épaisses, et jamais elles n'offrent de division analogue à celle qu'on observe pour les glumelles supérieures; leurs bords seuls peuvent être irrégulièrement

dentés. Admettons encore cependant que, pour une raison quelconque, le tissu des glumelles supérieures se prête mieux que celui de tous les autres organes floraux à être arrêté dans son développement par les piquûres des *Phytoptus*; dans ce cas, il y aurait encore lieu de s'étonner de la régularité absolue qui apparaît dans la division de cet organe; on comprendrait mal en effet que la fente ne se produise pas tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, qu'elle ne présente pas des bords irréguliers, dentés, déchiquetés, alors qu'elle est toujours absolument dans le plan médian, parfaitement symétrique et que ses bords sont d'une régularité parfaite. Nous ne pensons donc pas que cette division de la glumelle supérieure ait une cause mécanique parasitaire, et elle est si constante que nous inclinons à la regarder comme répondant à la nature morphologique de l'organe. Elle vient alors fortifier d'autres considérations s'appuyant sur la morphologie ou le développement.

Payer (1) regarde la glumelle supérieure comme formée de deux feuilles d'abord séparées; Schacht (2) y voit un cycle dont la feuille antérieure a avorté; Robert Brown (3) et Schleiden (4) sont aussi de cet avis et regardent la glumelle inférieure et les deux moitiés de la glumelle supérieure comme formant le calice des Graminées. Döell (5) ne partage pas cette dernière opinion pour les raisons suivantes: Les glumelles inférieure et supérieure sont constituées par des tissus très différents; elles ne s'unissent pas au même niveau, ce qui est une considération très importante; de plus, si on accepte la manière de voir de R. Brown, la fleur ne posséderait pas de bractée; mais Döell ajoute que la glumelle supérieure, étant trinerviée dans les Graminées à épillets uni-

(1) Payer, *Organogénie de la fleur*, 1857, p. 701.

(2) Schacht, *Entwick. d. Blüthe von Agropyrum* (Mikroskop, 1855, II Aufl., p. 470, tab. 5).

(3) R. Brown, *General remarks...* (Verm. Schriften, 1814, I, p. 107).

(4) Schleiden, *Grundzüge d. wiss. Bot.* (I Ausg., 1843), IV Ausg., p. 684, tab. 2.

(5) Döell, *Ueber die Grasblüthe* (34 Jahreshb. des Mannh. Ver. f. Naturk., 1868, p. 46).

flores, ne peut être considérée comme un organe pair ; or il existe de nombreux cas où des feuilles florales restant soudées acquièrent une nervure le long de leur suture (nombreux calices et corolles à pièces soudées) ; en résumé, nous pensons avec Doell qu'on ne peut regarder les glumelles inférieure et supérieure comme faisant partie d'un même cycle, mais l'argument qu'il donne pour considérer la glumelle supérieure comme un organe impair nous paraît insuffisant.

Nous sommes donc amenés à regarder la fleur des Graminées comme constituée par une bractée, la glumelle inférieure, par un cycle externe de trois pièces, dont l'antérieure manque et les deux latérales sont formées par les deux moitiés de la glumelle supérieure, un cycle interne de trois pièces, alternant avec les premières, dont les deux antérieures sont les glumellules et dont la postérieure fait défaut, un cycle de trois étamines, un autre cycle de trois étamines qui ne sont pas développées, un cycle de trois carpelles alternant avec les étamines théoriques du deuxième cycle et dont l'antérieur manque. Cette interprétation a de plus l'avantage de ramener le diagramme des Graminées au type floral le plus régulier.

Les glumellules, qui, nous l'avons dit, disparaissent à partir des fleurs moyennes, prennent sous l'action des parasites un contour irrégulier, lobé, surtout dans la partie supérieure.

Les étamines, qui deviennent basifixes et acquièrent des poils sur leurs sacs polliniques, présentent parfois à la partie supérieure du filet, dans la région qui regarde le centre de la fleur, une petite expansion foliacée, qu'on est amené, étant donnée sa position, à regarder comme ayant la valeur morphologique de la ligule ; s'il en est bien ainsi, le filet serait l'homologue de la gaine et l'anthère du limbe. Il ne faut d'ailleurs pas confondre cette petite lame avec celles qui se forment de chaque côté du filet ; ces dernières sont très larges, peuvent se rejoindre par paires à leur extrémité, et aussi, dans les étamines les plus transformées, de chaque côté du connectif, où elles remplacent les sacs polliniques ; comme

les glumellules, ces lames ont souvent un contour denté. Lorsque les sacs polliniques ne deviennent pas foliacés, ils portent souvent à leur surface des poils très courts dans les étamines les moins modifiées, très longs dans celles qui sont profondément attaquées.

Le pistil, nous l'avons vu, peut présenter une boutonnière au milieu de sa face postérieure; cette boutonnière s'accroissant, le pistil a la forme d'une lame se terminant sur ses deux bords par les stigmates, et dans l'échancrure de cette lame se trouve une émergence qui s'allonge plus ou moins et qu'on reconnaît pour être l'ovule (Pl. XIV, fig. 8). Les deux parties latérales de ce pistil sont souvent nettement séparées par une fente profonde, disposition qui est assez favorable à l'opinion de ceux qui, comme Eichler ou M. Sachs, considèrent le pistil de la plupart des Graminées comme formé par deux carpelles; quant au troisième carpelle qui ne se développerait pas dans la plupart des Graminées, qui existe dans le Bambou en même temps que les deux autres, et qui existe seul dans les *Nardus*, il n'apparaît jamais ici.

2° *Changements produits dans la structure anatomique.* — Toutes ces transformations morphologiques sont accompagnées de modifications anatomiques qui peuvent être considérables. Étudions à ce point de vue les différents organes.

1. *Glumelles.* — La glumelle inférieure à l'état sain (Pl. XIII, fig. 15) présente un épiderme externe *ép.e.* à parois très épaisses, fortement cutinisées; l'épiderme interne est moins cutinisé, sauf sur les bords de la glumelle, dont le tissu est formé uniquement, entre les épidermes, par du sclérenchyme; les faisceaux sont entourés par une zone de sclérenchyme qui se relie à l'épiderme externe; les cellules du parenchyme contiennent des grains de chlorophylle assez gros; à mesure que ces glumelles sont attaquées (Pl. XIII, fig. 16), elles s'épaississent, surtout au niveau des nervures, le sclérenchyme des bords s'atténue et disparaît, ainsi que celui

des faisceaux, les deux épidermes agrandissent leurs cellules, amincissent leur paroi, deviennent semblables, quand ils sont tous deux au contact des parasites; leur protoplasma est très granuleux; le noyau s'agrandit beaucoup et acquiert un nucléole énorme, d'autant plus distinct qu'une zone claire, et ne se colorant pas, l'entoure et le sépare de la chromatine.

Les modifications subies par les épidermes sont surtout appréciables lorsqu'on examine la glumelle de face. Soit, par exemple, l'épiderme interne de cette glumelle; il est normalement constitué (Pl. XIII, fig. 17) par des cellules disposées en rangées longitudinales, de deux sortes, alternant assez régulièrement dans chaque rangée; les unes sont des cellules allongées, ayant de face un contour rectangulaire, un côté du rectangle étant environ quatre fois plus grand que l'autre; les autres ont un contour sensiblement carré; toutes s'engrènent les unes avec les autres par leurs parois latérales qui sont fortement plissées; dans l'épiderme transformé (Pl. XIII, fig. 18), les cellules ont une surface jusqu'à cinq fois plus considérable que les plus grandes cellules saines, leur contour et leur arrangement perdent toute régularité; elles ne s'engrènent plus, leurs parois latérales étant unies; les stomates disparaissent. Ces cellules épidermiques peuvent s'allonger un peu, de façon à se transformer en gros poils très courts; c'est ainsi qu'autour de certains œufs de *Phytoptus* on voit quelquefois les cellules qui sont à leur contact les entourer en partie. L'épiderme interne est celui qui se modifie le plus souvent, se trouvant plus facilement, surtout dans les fleurs inférieures, soumis à l'action des parasites. Le parenchyme possède quelques rares grains de chlorophylle qui deviennent en outre petits; le liber est très granuleux.

Les modifications anatomiques subies par la glumelle supérieure sont de même ordre, les épidermes en particulier présentent la même hypertrophie de leurs cellules et de leurs noyaux; ces derniers, sphériques à l'état normal, à

chromatine prenant peu les réactifs colorants, s'allongent beaucoup dans le sens de l'allongement de la cellule; leur chromatine dense se colore fortement et le nucléole devient énorme.

2. *Étamines*. — Étudions les modifications anatomiques qu'on rencontre dans les étamines qui ne forment pas de lames latérales et dans celles qui en sont pourvues.

Le filet des premières étamines, dont les anthères deviennent basifixes, est épaissi; son épiderme devient fort irrégulier et les cellules épidermiques offrent les mêmes modifications internes que celles des glumelles; au lieu d'une assise existant normalement entre l'épiderme et l'endoderme, on peut en compter deux ou trois; les cellules endodermiques ne sont pas épaissies comme dans le filet sain, et ne se distinguent pas des autres cellules corticales; le faisceau comprend moins de vaisseaux ligneux.

Les sacs polliniques sont un peu plus séparés les uns des autres par l'accentuation de leurs sillons; je les ai toujours vus indéhiscent et stériles. On peut rencontrer, en dessous de l'épiderme, un massif de cellules arrêtées dans leur développement, reconnaissables à leurs noyaux plus ou moins diffus, ou bien, en outre de l'assise épidermique, l'assise sous-épidermique est présente, mais sans jamais prendre les caractères d'une assise mécanique; dans d'autres cas, on peut compter trois (Pl. XIV, fig. 4), quatre ou cinq assises dans la paroi du sac pollinique; enfin on ne reconnaît plus au centre de cellules atrophiées, et le sac pollinique est formé d'un massif homogène de cellules parenchymateuses; nous avons déjà rencontré maintes fois toutes ces variations; mais elles sont ici particulièrement nettes.

Les cellules épidermiques présentent dans leur contenu les mêmes modifications que dans tous les autres organes attaqués, et possèdent un, deux ou trois nucléoles très gros et très distincts. Les cellules parenchymateuses des sacs polliniques acquièrent de la chlorophylle, qui apparaît également dans le filet et le connectif.

Supposons maintenant que nous ayons affaire à des étamines dont le filet et l'anthère se soient prolongés de chaque côté en deux lames; comme dans le premier cas, nous reconnaitrons les modifications générales de l'épiderme et du parenchyme. A la base, le filet apparaît plein, légèrement étranglé dans son plan médian; il offre cinq faisceaux libéro-ligneux, l'un, dans le plan médian, qui représente le faisceau normal, et deux de chaque côté disposés comme les faisceaux d'un pétiole, symétriquement par rapport au premier; puis, un peu plus haut, dans chaque moitié du filet, se produit un vide central, qui va s'exagérant et finit par séparer deux lamelles, l'une interne, l'autre externe; à la naissance de la lamelle interne, se trouve un faisceau orienté en sens contraire du faisceau normal, dans l'autre lamelle un faisceau orienté dans le sens du faisceau normal. — Ces deux lamelles se prolongent dans l'anthère, et elles y apparaissent comme représentant chacune un sac pollinique; on trouve en effet toutes les transitions entre les sacs polliniques normaux et ces lamelles (Pl. XIV, fig. 2 et 3), qui sont formées par l'élargissement et l'aplatissement des sacs polliniques, les cellules sexuelles disparaissant peu à peu, et finissant par ne plus se différencier du tout. Nous avons déjà rencontré plusieurs exemples d'une telle modification.

Le cas le plus intéressant n'est pas celui où le filet et l'anthère développent à la fois de telles lames, mais bien celui où le filet subissant cette transformation, l'anthère subsiste avec des sacs polliniques compacts. On voit alors les sacs polliniques présenter dans leur partie centrale un faisceau libéro-ligneux qui est la continuation du faisceau de la lame inférieure correspondante; ce faisceau nettement central, rappelle celui que nous avons observé dans certaines anthères de *Lychnis dioica* attaquées par le *Diplosis Steini*; sa position nous porte déjà à le regarder comme remplaçant le massif des cellules sexuelles; cette hypothèse se change en certitude, quand on examine des coupes pratiquées en série dans certaines anthères, où le massif des cellules mères

subsiste à la partie supérieure des sacs polliniques, et se continue exactement dans la région inférieure par un faisceau libéro-ligneux; pour les quatre sacs polliniques d'une même anthère, cette substitution peut se faire à différentes hauteurs, de sorte que sur une coupe de cette anthère, pratiquée dans la région moyenne (Pl. XIV, fig. 5), on peut observer au centre de certains sacs polliniques un faisceau libéro-ligneux, au centre des autres des cellules mères de grains de pollen. Nous avons vu dans plusieurs cas ces dernières cellules se transformer en cellules de parenchyme; nous assistons ici à une transformation, encore plus inattendue, celle des cellules mères du pollen en tissu vasculaire.

Nous avons déjà observé dans le *Sinapis arvensis* attaqué par le *Cystopus candidus*, dans le *Torilis Anthriscus* attaqué par un *Aphis*, dans le *Lychnis dioica* infesté par un *Diplosis*, des anthères se transformer en deux paires de lames, disposées latéralement par rapport au connectif; nous avons indiqué à propos du *Sinapis arvensis* comment cette transformation doit être considérée comme dérivant d'un pétiole qui s'est fendu latéralement, les deux parties interne et externe s'étant aplaties, et contenant par suite des faisceaux qui se regardent par leur partie ligneuse; nous n'avons ici qu'une exagération du phénomène. Nous sommes donc conduits, pour toutes les étamines présentant ces transformations, à regarder les lames internes comme correspondant aux sacs polliniques les plus internes, et la lame externe comme correspondant aux autres, et nous arrivons sur ce point à la même opinion que A. Braun, Wydler et Celakovsky (1) qui ne s'appuyaient pour la soutenir que sur des considérations de morphologie externe.

André (2) a signalé un cas tératologique concernant la feuille d'une Aroïdée, le *Caladium auritum*, qu'il me semble intéressant de rapprocher de ces transformations de l'an-

(1) Celakovsky, *Teratol. Beiträge zur morpholog. Deutung des Staubgefäßes* (Pringsh. Bot., XI, p. 124).

(2) André, *Cas de tératol. végétale* (Bull. Soc. bot. 1866, p. 138).

thère. Il consiste dans l'apparition, à la face inférieure de la feuille, d'expansions foliacées prenant naissance sur les côtés de la nervure médiane; André n'en a pas fait l'étude anatomique, mais d'après les caractères très différents que présentent dans cette plante les faces supérieure et inférieure des feuilles, l'auteur a signalé que la feuille accessoire avait sa face libérienne tournée vers la face inférieure de la feuille primitive, de sorte que ces deux feuilles présentaient absolument, l'une par rapport à l'autre, la même disposition que les deux lames issues des anthères; le dédoublement de la feuille qui a souvent lieu pour ces derniers organes, en raison de leur nature particulière, peut donc se retrouver dans les feuilles ordinaires. J'ai aussi observé le même dédoublement dans la corolle du *Petunia arborea*.

3. *Pistil*. — Nous n'avons que peu de chose à ajouter à ce que nous avons dit concernant le pistil; les cellules épidermiques des carpelles et des ovules attaqués apparaissent aussi avec les caractères spéciaux qu'elles présentent partout, qui semblent très analogues à ceux qu'a signalés Lundström (1) dans les Acarodomaties du Tilleul, et qui paraissent en rapport avec la nutrition des parasites par la plante.

Les autres espèces de Bromes, dans lesquelles j'ai rencontré la même Phytotlocécidie, présentent des modifications très analogues, et je ne m'étendrai pas sur des différences de détail sans importance.

Dans le *Bromus tectorum*, les modifications sont beaucoup plus brutales, et les fleurs ne présentent souvent plus que les deux glumelles, accompagnées quelquefois de trois étamines transformées en doubles lames.

Sur la face interne des glumelles inférieures attaquées du *Bromus erectus*, et quelquefois aussi sur leur face externe, se développent, au niveau des nervures, des appendices lamelleux, allongés, de forme très variée, qui se réunissent,

(1) Lundström, *Pflanzenbiolog. Studien II. Die Anpassungen der Pflanze an der Thiere* (Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal, Ser. III, v. XIII, fasc. II, 1887).

lorsque l'attaque est considérable, de façon à former sur chaque nervure une lame foliacée de contour irrégulier, perpendiculaire à la surface du limbe, et apparaissant comme une continuation du parenchyme de cette glumelle (dont la fig. 1 de la Pl. XIV représente une coupe transversale). Ces émergences sont comparables à celles qui ont été signalées sur une *Phytoptocécidie* apparaissant dans les bourgeons du Noisetier (1).

En résumé, les principales modifications présentées par les fleurs de *Bromus*, sous l'action du *Phytoptus tenuis* et du *Phyllocoptes dubius*, sont les suivantes :

- 1° *Dédoublement de la glumelle supérieure ;*
- 2° *Transformation des étamines en deux paires de lames foliacées ;*
- 3° *Avortement des cellules sexuelles mâles, ou leur transformation possible en tissu parenchymateux ou en tissu vasculaire ;*
- 4° *Séparation des carpelles dont le bord placentaire devient libre ;*
- 5° *Avortement des cellules sexuelles femelles, l'ovule devenant complètement parenchymateux ;*
- 6° *Disparition de la cutine et du sclérenchyme ;*
- 7° *Transformation des cellules épidermiques en cellules nourricières des *Phytoptus* ;*
- 8° *Disparition complète, dans les fleurs les plus attaquées, des glumelles, des étamines et du pistil.*

RÉSUMÉ RELATIF AUX PHYTOPTOCÉCIDIES

Les *Phytoptocécidies* étudiées sont caractérisées avant tout par les transformations que subissent les cellules épidermiques ou même des cellules plus profondes ; le protoplasma en devient très granuleux, le noyau acquiert des

(1) Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, 1880, p. 693.

dimensions relativement considérables, il prend énergiquement les réactifs colorants et son nucléole agrandi apparaît très net, entouré d'une zone ne se colorant pas; cette hypertrophie ne se retrouve jamais avec la même intensité dans les Diptéroécidies.

La formation de poils particuliers à la surface des organes est assez constante; la Carotte et les Bromes seuls n'en présentent pas. Les poils des Phytoptocécidies sont plus ramifiés que ceux des Diptéroécidies. Rappelons que des poils peuvent apparaître dans des organes qui ne sont pas soumis directement à l'action de parasites, par exemple dans le sac embryonnaire du *Stachys Betonica*.

De nombreuses modifications s'observent dans le contenu cellulaire (chlorophylle, oxalate de chaux), comme pour beaucoup de Zoocécidies; la disparition de la cutine et du sclérenchyme n'est pas non plus spéciale aux Phytoptocécidies.

Quant aux transformations morphologiques que suscitent ces Acariens dans les fleurs qu'ils habitent, elles se rapprochent assez de celles qui sont déterminées par des Pucerons; elles consistent le plus souvent en virescences; c'est ainsi que les modifications présentées par la Carotte sont absolument semblables à celles qui apparaissent dans le *Torilis Anthriscus* sous l'action d'un Puceron.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL.

Nous venons d'étudier avec détail un assez grand nombre de cécidies florales et nous avons indiqué en quelques mots, à la fin de chaque chapitre, les caractères généraux présentés par les cécidies florales groupées par chaque sorte de parasites; ce groupement est fondé sur des caractères toujours assez vagues, difficiles à préciser, en d'autres termes une classification des cécidies florales basée sur la nature des parasites ne saurait concorder exactement avec une autre classification qui ne tiendrait compte que de la nature des transformations subies par les organes.

C'est ainsi que des cécidies produites sur des plantes voisines par un même parasite, peuvent offrir des caractères différents; alors que les fleurs du *Sinapis arvensis* attaquées par le *Cystopus candidus* subissent une hypertrophie considérable, que les cellules à myrosine se forment en abondance, celles du *Capsella Bursa-pastoris* envahies par le même Champignon sont à peine hypertrophiées et ne présentent pas une augmentation notable dans le nombre de leurs cellules à myrosine.

De même, des cécidies formées sur la même plante par des parasites de nature voisine peuvent ne pas présenter les mêmes caractères. Ex. : le *Sinapis arvensis* attaqué par deux *Aphis* distincts.

Inversement les fleurs du *Torilis Anthriscus* attaquées par l'*Aphis? Anthrisci*, et celles du *Daucus Carota* attaquées par un *Phytoptus* offrent les mêmes transformations.

Il ne faut donc pas songer à donner une caractéristique à chaque groupe de cécidies classées d'après la nature des parasites. Aussi nous allons maintenant faire abstraction de celle-ci pour résumer les principales modifications que pré-

sentent les cécidies florales, soit dans leurs organes végétatifs, soit dans leurs organes sexuels.

I. — *Modifications subies par les organes végétatifs.*

Nous avons en vue les enveloppes florales et aussi le filet et le connectif des étamines, les carpelles, le funicule des ovules.

Les cécidies florales, considérées dans leur ensemble, peuvent se rapporter à trois groupes assez nets, d'après la manière dont se comportent les organes végétatifs atteints.

1° *Cécidies florales, dans lesquelles les organes végétatifs ne réagissent pas et se dessèchent simplement.*

Les cécidies florales de différentes espèces de *Papaver* et du *Ranunculus bulbosus* attaqués par des *Peronospora*, celles du *Cerastium vulgatum* attaqué par un *Aphis*, appartiennent à ce groupe.

2° *Cécidies florales dans lesquelles les organes végétatifs réagissent sans subir d'hypertrophie.*

On en distingue deux sortes :

a) Les unes ne présentent pas de *phyllodie* (transformation des organes en feuilles).

Ex. : Le *Dipsacus pilosus*, le *Knautia arvensis*, attaqués par le *Peronospora violacea*, le *Matricaria inodora* attaqué par le *Peronospora Radii*, chez lesquels on observe des phénomènes de duplicature.

b) Les autres présentent le phénomène de *phyllodie*.

Ex. : Plusieurs cécidies produites par des Pucerons.

3° *Cécidies florales dans lesquelles les organes réagissent en s'hypertrophiant totalement ou partiellement, et présentant ou non le phénomène de phyllodie.*

Cette hypertrophie provient de l'hypertrophie de chacune des cellules, à laquelle peut s'ajouter une augmentation dans le nombre des assises.

Ex. : De nombreuses cécidies produites par le *Cystopus*

candidus, des Urédinées, des Cécidomyes, des Phytotides.

Tous les organes végétatifs sont modifiés d'une façon analogue dans une cécidie donnée; ils perdent leurs différenciations normales particulières et en acquièrent une autre, la même pour tous.

Les différents tissus qui les constituent sont susceptibles d'être modifiés. Résumons les changements qu'ils peuvent subir.

1° Les tissus peuvent être modifiés en eux-mêmes.

C'est ainsi que la cutine des cellules épidermiques devient plus mince, que les tissus de soutien, collenchyme et sclérenchyme, sont formés de cellules à parois moins épaisses.

Les cellules du parenchyme, dans les cas d'hypertrophie, présentent peu de méats ou de lacunes; elles forment un tissu plus compact; leur protoplasma devient granuleux, le noyau plus gros et son nucléole très apparent; la chlorophylle s'y présente en grains plus petits et plus rares, toutes ces modifications correspondant à un changement de fonctions évident.

Le tissu sécréteur peut être modifié, la forme des canaux sécréteurs, par exemple, peut varier.

Le tissu conducteur, liber et bois, acquiert dans les organes hypertrophiés, un parenchyme plus développé, à cellules plus grandes; les vaisseaux du bois peuvent être complètement isolés les uns des autres par ce parenchyme.

Ces différents tissus sont plus ou moins facilement modifiés par l'action parasitaire et nous venons de les nommer dans l'ordre de résistance croissante à cette action.

2° Les tissus peuvent être modifiés dans leur répartition, chez un organe donné.

C'est ainsi qu'il apparaît des faisceaux libéro-ligneux accessoires, en particulier dans les étamines, des canaux sécréteurs accessoires (carpelles de Carotte attaqués par l'*Asphondylia Umbellatarum*).

3° Certains tissus disparaissent complètement d'un organe.

Tels sont la cutine, le collenchyme et le sclérenchyme, le tissu palissadique, le tissu stomatique (*Bromus* attaqués par des Phytoptides).

4° Par contre *de nouveaux tissus peuvent apparaître dans un organe.*

Des étamines du *Sinapis arvensis* attaqué par un Puceron nous ont montré la formation d'un tissu de cicatrisation autour des sacs polliniques atrophiés; c'est le seul cas analogue que nous ayons observé, les organes floraux se défendant en somme très peu contre les actions parasitaires.

Les faisceaux libéro-ligneux des organes attaqués présentent quelquefois du parenchyme secondaire, alors qu'il ne s'en forme pas dans les organes sains correspondants.

Les parasites amènent la formation de poils. Ceux-ci sont rares, unicellulaires et cutinisés dans les cécidies produites par des Pucerons; ils sont comparables dans ce cas aux poils normaux que présentent la tige et les feuilles de la plante saine; les Diptères gallicoles amènent souvent la production de poils nouveaux pour la plante; ils sont allongés, ordinairement pluricellulaires, mais non ramifiés; on observe dans beaucoup de Phytoptocécidies des poils pluricellulaires, ramifiés. Rappelons ici le fait intéressant qui consiste dans la formation de poils dans le sac embryonnaire du *Stachys Betonica*, aux dépens des cellules nucellaires de bordure, par l'action d'un *Phytoptus*.

Les anthères du *Raphanus Raphanistrum* et du *Sisymbrium Irio* nous ont montré la formation, autour des sacs polliniques, de cellules à réseau fibreux, analogues aux cellules sus-endodermiques de la racine des Crucifères; elles apparaissent comme des cellules du tissu mécanique qui ont compliqué leurs épaississements.

Le tissu palissadique apparaît dans les organes qui prennent la structure de feuilles ordinaires.

Du collenchyme peut se développer également dans ces cas de phyllodie.

Du sclérenchyme apparaît assez rarement (fleurs de *Tanacetum* attaquées par un *Hormomyia*).

5° On observe de nombreux *changements de localisation* pour les différentes substances contenues dans les cellules.

La chlorophylle peut apparaître dans les étamines et jusque dans le funicule de l'ovule, alors même que l'ovaire reste fermé ; elle tend à disparaître au contraire des organes hypertrophiés qui ne subissent pas de phylloдие.

Des pigments apparaissent dans les cellules épidermiques sous l'action du *Cystopus*, d'*Aphis*, de Cécidomyes.

L'oxalate de chaux disparaît, en général, des organes hypertrophiés et apparaît souvent dans le connectif d'étamines atrophiées.

Sous l'action du *Cystopus candidus*, le *Sinapis arvensis* acquiert de nombreuses cellules à myrosine jusque dans ses étamines, qui n'en contiennent pas trace à l'état sain ; il en est de même pour le *Raphanus Raphanistrum* attaqué par une Cécidomyie.

Les organes floraux hypertrophiés ont une vie beaucoup plus longue qu'à l'état normal.

Ils présentent, tant au point de vue histologique qu'au point de vue de la morphologie externe, des caractères plus jeunes. C'est ainsi que des anthères qui arrivent normalement à être dorsifixes, restent souvent basifixes, que les ovules de l'*Arabis sagittata* attaqué par un *Aphis* peuvent rester orthotropes, alors qu'ils deviennent campylotropes dans les ovaires sains. Les cloisons qui apparaissent secondairement dans les ovaires de Crucifères ou de Labiées peuvent ne pas se former.

II. — *Modifications subies par les organes sexuels.*

Ce n'est que très rarement (*Sherardia arvensis* attaqué par le *Peronospora calotheca*) que les organes sexuels se développent normalement et que les phénomènes de reproduction peuvent s'opérer dans les fleurs parasitées. Le plus

souvent celles-ci sont infertiles, et cela de trois manières possibles :

1° Le parasite empêche toute apparition des fleurs ; c'est le cas normal pour les pieds de l'*Anemone nemorosa* attaqués par le *Puccinia fusca*, pour ceux de l'*Euphorbia Cyparissias* envahis par des *Uromyces*, pour de nombreuses plantes dont le bourgeon terminal est envahi, avant la formation de boutons de fleurs, par des Cécidomyies, des Pucerons, des Phytoptides.

2° Les fleurs se développent, les cellules sexuelles semblent normalement constituées, mais la fleur ne s'ouvrant pas la fécondation est impossible ; c'est le cas du *Lotus corniculatus* attaqué par le *Cecidomyia Loti*.

3° Enfin les fleurs se développent, mais leurs organes sexuels sont altérés ; ils nous offrent des phénomènes que M. Giard a désignés sous le nom de *castration parasitaire*.

Notons d'abord un fait intéressant que m'ont présenté les fleurs inférieures mâles de l'*Euphorbia Cyparissias* attaquées par l'*Uromyces scutellatus*, et dans lesquelles apparaît régulièrement un pistil ; c'est un fait du même ordre que M. Roze a constaté dans l'attaque de l'épi mâle du *Carex præcox* par l'*Ustilago Caricis* provoquant le développement des ovaires. Ces phénomènes sont aussi à rapprocher de celui qui a été signalé par MM. Giard et Magnin dans les fleurs femelles du *Lychnis dioica* où l'*Ustilago Antherarum* détermine l'apparition des étamines.

Rappelons les phénomènes que nous ont présentés les sacs polliniques et les ovules des fleurs appartenant à cette troisième catégorie.

A. *Sacs polliniques*. — La castration parasitaire des étamines est directe ou indirecte, au sens que M. Giard a donné à ces deux mots, suivant que le parasite remplace ou non les cellules sexuelles.

a) *Castration parasitaire directe*. — Elle s'observe pour les Ustilaginées ; nous avons cherché à préciser la manière dont s'effectuait le remplacement des cellules sexuelles par les

spores du parasite; nous avons vu qu'il y avait une véritable digestion des cellules mères et des cellules nourricières par le mycélium.

b) *Castration parasitaire indirecte.* — C'est le cas le plus général; les phénomènes qui se passent dans les sacs polliniques sont très constants, quels que soient les parasites; ils sont de deux sortes, suivant qu'il y a simple atrophie ou transformation des cellules sexuelles.

1° *Les cellules sexuelles sont atrophiées.* — L'atrophie a lieu à un stade quelconque du développement des sacs polliniques; de sorte qu'on peut avoir, pour ces sacs polliniques, les différents aspects suivants :

α. Les cellules mères, les cellules de l'assise nourricière et de l'assise mécanique sont atrophiées et forment une masse protoplasmique plus ou moins desséchée où on peut encore reconnaître les différents noyaux; l'épiderme seul la sépare de l'extérieur.

β. L'épiderme et l'assise sous-épidermique (qui reste parenchymateuse ou se différencie en assise mécanique) délimite une masse atrophiée représentant les cellules nourricières et les cellules mères.

γ. La paroi est formée par l'épiderme, deux ou trois assises représentant l'assise mécanique qui différencie ou non ses épaississements ligneux, et une ou deux assises nourricières; au centre se trouvent les cellules mères atrophiées.

δ. Les cellules sexuelles peuvent être arrêtées dans leur développement à l'état de tétrades, de grains de pollen à un noyau ou à deux noyaux, avec membrane plus ou moins bien différenciée.

ε. Enfin les cellules de la paroi peuvent proliférer, on peut en compter cinq ou six assises.

Tous ces phénomènes sont les mêmes qui s'observent dans les anthères qui s'atrophient par manque de nourriture.

2° *Les cellules sexuelles sont transformées.* — Les cellules mères, au lieu de s'atrophier, peuvent se transformer, dans les étamines hypertrophiées, en cellules parenchymateuses qui

offrent tous les caractères des cellules du connectif, ou même en tissu conducteur, en un faisceau libéro-ligneux (par exemple dans le *Lychnis dioica* attaqué par le *Diplosis Steini*, dans le *Bromus secalinus* attaqué par le *Phytoptus tenuis*). Cette dernière transformation est particulièrement remarquable et montre à quel point les conditions extérieures peuvent influencer sur la différenciation des tissus ; car l'ensemble des actions provenant d'un parasite externe détermine, en définitive, un milieu particulier pour les organes qui s'y trouvent soumis.

Dans d'autres cas, ce sont les grains de pollen eux-mêmes qui se transforment en cellules de parenchyme ; lorsqu'ils ne contiennent qu'un noyau celui-ci prend les caractères des noyaux des cellules hypertrophiées ; s'ils contiennent deux noyaux, l'un peut s'hypertrophier comme dans le cas précédent, l'autre subissant une atrophie ; nous avons été amenés à penser, en raison même du sort qui leur est réservé, que le premier est le noyau végétatif, qui réagit plus facilement que l'autre, le noyau mâle. Ces derniers grains de pollen nous offrent donc à la fois l'atrophie de leur partie sexuelle et la transformation de leur partie végétative.

B. *Ovules*. — Les ovules nous offrent de même les deux catégories de castration parasitaire.

a) *Castration parasitaire directe*. — Elle s'observe dans les fleurs d'*Avena* attaquées par l'*Ustilago Carbo*, dans celles de différentes Graminées attaquées par des *Claviceps*.

b) *Castration parasitaire indirecte*. — Elle a lieu de deux manières :

1° Le sac embryonnaire ne se différencie pas.

2° Les noyaux du sac embryonnaire s'atrophient.

Je n'ai jamais observé de cas de transformation des cellules sexuelles femelles en cellules parenchymateuses.

Dans une même cécidie les cellules sexuelles femelles résistent en général plus facilement que les cellules sexuelles mâles.

Nous avons observé, chemin faisant, que la digestion du

nucelle par les cellules de ce tissu bordant le sac embryonnaire (*Knautia arvensis*) et que la formation de l'albumen peuvent se produire indépendamment de la formation de l'embryon.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Plusieurs auteurs se sont occupés de l'étude des associations désignées sous le nom de *cécidies* et qui s'établissent entre une plante et des parasites végétaux ou animaux; mais presque toutes les cécidies étudiées appartiennent au groupe de celles qui prennent naissance sur la racine, la tige ou les feuilles de l'hôte. Nous avons abordé l'examen des cécidies florales et nous avons étudié les transformations que subissent les organes floraux dans leur morphologie extérieure et leur anatomie.

Au cours de ce travail, nous avons observé un grand nombre de faits qui se sont présentés d'une manière isolée et que nous avons classés dans un *résumé général*. Nous voudrions maintenant mettre en lumière plusieurs d'entre eux, plus nouveaux ou plus remarquables que les autres, et montrer que cette étude, qui peut sembler très spéciale, offre, par certaines conclusions qui en découlent, une portée générale.

Modifications relatives à la morphologie extérieure. — Nous avons eu l'occasion de rapporter un grand nombre de transformations des organes floraux (transformation d'un organe quelconque en feuille, transformation des pétales en sépales, des étamines en pétales, des carpelles en étamines, etc.), à l'action de parasites internes ou externes.

Nous avons vu que certaines fleurs deviennent prolifères sous l'action de Pucerons (*Sinapis arvensis*, *Torilis Anthriscus*) ou de Phytoptides (*Daucus Carota*); pour le *Torilis Anthriscus* les phénomènes avaient été observés par Peyritsch, sans être rapportés à l'action de Pucerons; cela tient à ce que les parasites ont ordinairement quitté la plante lorsque

les fleurs sont épanouies et que leurs transformations sont devenues bien apparentes. Ces observations nous donnent à penser que beaucoup de faits dits tératologiques doivent être dus à la présence de parasites, que ce sont des faits d'ordre pathologique.

Une intéressante modification des fleurs due au parasitisme consiste dans leur duplication ; c'est ainsi que le *Viola silvestris* peut acquérir, lorsqu'il est attaqué par le *Puccinia Violæ*, un grand nombre de pétales supplémentaires.

Les plantes à capitules peuvent aussi, par des modifications de la forme de leurs fleurs, présenter le mode de duplication qui leur est spécial. Nous avons vu le *Matricaria inodora* transformer ses fleurs tubuleuses en fleurs ligulées sous l'action du *Peronospora Radii*. Il est à remarquer que les modifications qui conduisent à la duplication obtenue par des pratiques horticoles chez les Composées Radiées sont absolument identiques à celles que nous observons ici ; dans les deux cas cette duplication doit être due à des troubles qui surviennent dans la nutrition de la plante.

Le *Knautia arvensis* attaqué par le *Peronospora violacea* nous a offert un fait du même ordre particulièrement net ; dans ce cas, où le parasite peut passer très facilement inaperçu, ou pourrait être amené à créer une espèce nouvelle ; la plante présente un *dimorphisme parasitaire* d'autant plus intéressant que la cause peut ne pas résider dans la fleur même ; ce fait est à rapprocher de plusieurs autres du même genre signalés par M. Giard chez les animaux.

Sous l'influence d'actions parasitaires les plantes peuvent présenter des modifications dans la distribution de leurs organes sexuels ; nous en avons observé un nouvel exemple très net chez l'*Euphorbia Cyparissias* ; sur chaque rameau floral secondaire de cette plante la fleur inférieure est à l'état sain exclusivement mâle, toutes les autres étant hermaphrodites ; lorsqu'elle est attaquée par divers *Uromyces*, cette fleur inférieure devient hermaphrodite ; le parasite semble provoquer le développement d'un organe qui existe atro-

phié, en quelque sorte à l'état latent, et mettre en évidence que les fleurs unisexuées ne le sont que par avortement des organes correspondant à un sexe.

Certains faits que nous avons observés peuvent éclairer la morphologie générale. C'est ainsi que nous avons montré comment l'étamine se dédoublant en deux paires de lames, correspondant chacune à un sac pollinique, ne cesse pas pour cela d'être constituée par une feuille unique.

Nous avons trouvé un nouvel exemple de fleurs d'Ombellifères, rendues virescentes par des Pucerons, et présentant deux ovules dans chaque carpelle, l'un inférieur, tombant, qui apparaît normalement, l'autre supérieur, ascendant, qui ne se développe normalement pas.

La division constante de la glumelle supérieure de la fleur des Bromes, sous l'action des *Phytoptus*, en deux organes écartés l'un de l'autre, nous a amené à nous ranger à l'avis de ceux qui la considèrent comme formée de deux feuilles distinctes qui se soudent.

Modifications anatomiques. — Nous avons vu combien peuvent être considérables les transformations que les organes éprouvent dans leur structure anatomique; il est très rare que le parasite détermine la mort pure et simple des organes qu'il attaque; il n'arrive pas fréquemment non plus que les organes floraux se défendent contre l'action parasitaire; le plus généralement ces organes s'adaptent à une nouvelle fonction, qui est celle de nourrir le parasite, et toutes les différenciations spéciales qu'ils subissent normalement font place à une nouvelle organisation répondant au rôle qu'ils sont amenés accidentellement à remplir.

Tous les tissus peuvent être modifiés dans leur structure propre ou dans leur distribution; nous sommes habitués à voir la structure des organes varier avec les conditions auxquelles ils sont soumis, mais jamais on ne la voit subir de transformations aussi considérables que sous l'action de parasites.

Les cellules sexuelles mâles sont particulièrement intéressantes à considérer à ce point de vue; elles se comportent de deux manières très différentes dans les cécidies florales; ou bien elles ne s'écartent pas de leur évolution normale, mais n'arrivent presque jamais à former des grains de pollen bien constitués, les matériaux nutritifs nécessaires à cette formation étant détournés au profit du parasite; ou bien elles cessent d'être sexuelles et se transforment en cellules de parenchyme qui prennent les mêmes caractères que le parenchyme ordinaire soumis à l'action parasitaire. On n'a jamais signalé une telle transformation sous l'influence des variations les plus considérables qui peuvent survenir dans les conditions de milieu jusqu'ici étudiées. Il y a plus, il peut se former, au centre de ce massif de cellules sexuelles transformées, un faisceau libéro-ligneux.

Ces faits, auxquels j'ajouterai celui qui consiste dans la formation de poils nucellaires à l'intérieur du sac embryonnaire du *Stachys Betonica* attaqué par des *Phytoptus*, montrent à quel point la plante est plastique; les cellules d'une région donnée qui se différencient en tel ou tel tissu dans les conditions ordinaires, peuvent modifier cette différenciation, lorsque ces conditions viennent à changer, à tel point qu'on peut trouver au centre des sacs polliniques un tissu conducteur, au lieu de grains de pollen.

J'espère que ce travail, si incomplet qu'il soit, suffira à montrer combien de faits intéressants doit nous révéler l'étude détaillée de ces associations parasitaires, dont nous n'avons étudié qu'un nombre relativement peu considérable, au seul point de vue morphologique et anatomique.

Ce travail a été fait aux laboratoires de botanique de l'École Normale Supérieure et de la Sorbonne.

J'adresse mes plus vifs remerciements à MM. J. Costantin et G. Bonnier pour les encouragements qu'ils n'ont cessé de me prodiguer au cours de mes recherches.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III.

Fig. 1 à 11. — *Dipsacus pilosus* L. attaqué par le *Peronospora violacea* Berk.

Fig. 1. — Capitule sain. Gr. nat.

Fig. 2. — Capitule attaqué; les fleurs ne s'ouvrent qu'en partie; les étamines ne sont pas saillantes au dehors du tube de la corolle. Gr. nat.

Fig. 3. — Fleur saine. Gr. 2,5.

Fig. 4. — Fleur attequée. Gr. 2,5.

Fig. 5 et 6. — Calices de fleurs attequées se prolongeant en une languette (l) du côté de la bractée. Gr. 2.

Fig. 7. — Calice de fleur attequée, fendu dans son plan médian. Gr. 2.

Fig. 8. — Coupe d'une anthère attequée, à sacs polliniques *s.p.* atrophiés. Gr. 50.

Fig. 9. — Coupe d'un sac pollinique atrophié; *ép.* épiderme dont les cellules contiennent des grains de chlorophylle; *s.ép.* assise sous-épidermique, non différenciée en assise mécanique; *c. m.* massif protoplasmique interne formé par les cellules mères atrophiées, dont on reconnaît encore les noyaux *n.* Gr. 570.

Fig. 10. — Coupe d'un autre sac pollinique attequé. A la partie inférieure du massif central on observe des cellules mères atrophiées *c. m.*, à la partie supérieure des grains de pollen atrophiés; dans l'un *p.* on reconnaît encore le noyau qui est devenu pariétal. Gr. 300.

Fig. 11. — Coupe longitudinale du nucelle d'un ovule de fleur attequée. — Malgré l'absence de fécondation l'assise interne du nucelle a commencé à digérer les assises plus externes (*dig.*). Gr. 50.

Fig. 12 à 21. — *Knautia arvensis* Coult. attaqué par le *Peronospora violacea* Berk.

Fig. 12. — Capitule sain; les étamines sont saillantes, plus tard les styles le sont également. Réduction aux 2/3.

Fig. 13. — Capitule attequé, dont les fleurs ne portent que de rares conidiophores; les styles seuls apparaissent; la forme des corolles est peu modifiée. Réduction aux 2/3.

Fig. 14. — Capitule attequé, dont les fleurs portent de nombreux conidiophores; on ne voit plus ni étamines ni styles; la forme des corolles est très modifiée. Le pédoncule est légèrement tordu. Réduit aux 2/3.

Fig. 15. — Fleur saine périphérique; *s.* sépales, *a.* anthères. Gr. 2.

Fig. 16. — Fleur saine centrale. Gr. 2.

Fig. 17. — Fleur périphérique ou centrale des capitules les plus attequés,

tels que celui qui est représenté par la figure 14. On aperçoit les anthères en *a* par transparence. Gr. 2.

Fig. 18. — Coupe d'anthère attaqué; *s. p.* sacs polliniques atrophiés. Gr. 60.

Fig. 19. — Coupe d'un sac pollinique attaqué réduit à son assise épidermique et à un massif interne de cellules atrophiées. Gr. 425.

Fig. 20. — Coupe d'un sac pollinique dont la paroi est formée par 2, 3 ou 4 assises de cellules non différenciées et la masse interne de cellules mères *c. m.* atrophiées. Gr. 450.

Fig. 21. — Cellule mère atrophiée, à protoplasma granuleux et chromatine diffuse. Gr. 855.

PLANCHE IV.

Matricaria inodora L. attaqué par le *Peronospora Radii* de By.

Fig. 1. — Capitule sain coupé longitudinalement suivant son axe. Gr. nat.

Fig. 2, 3, 4 et 5. — Capitules atteints, à pédoncule tordu, et à corolles ligulées ordinairement dressées. Gr. nat.

Fig. 6. — Capitule divisé en plusieurs capitules secondaires. Gr. nat.

Fig. 7. — Partie supérieure d'inflorescence atteinte; pédoncule terminal *p.* fascié. Gr. nat.

Fig. 8. — Ligule atteinte, à nervation se compliquant; *n.* nervures normales; *n'*. nervures accessoires. Gr. 2,25.

Fig. 9. — Fleur ligulée atteinte ne s'épanouissant pas, restant en forme de cornet. Gr. 12,5.

Fig. 10. — Fleurs ligulées atteintes, à 3 styles *st*, transformés en lames pétaloïdes. Gr. 12,5.

Fig. 11 et 12. — Fleurs ligulées atteintes, à styles plus ou moins transformés en lames pétaloïdes; *p.* reste de papilles stigmatiques. Gr. 12,5.

Fig. 13. — Fleur ligulée dans laquelle apparaissent les 4^e et 5^e pétales (*p₄*, *p₅*). Gr. 12,5.

Fig. 14. — Fleur tubuleuse se transformant en fleur ligulée; on y reconnaît encore les 5 pétales. Gr. 12,5.

Fig. 15. — Cellule de l'épiderme externe d'une corolle ligulée, à l'intérieur de laquelle a pénétré un suçoir *s.* du *Peronospora*, qui s'est accolé contre le noyau. Gr. 425.

Fig. 16. — Mycélium de *Peronospora* s'insinuant entre deux cellules de l'épiderme interne d'une corolle ligulée, puis en dessous de la cuticule *cut*. Gr. 425.

Fig. 17, 18 et 19. — Cellules de l'épiderme externe d'une corolle ligulée dans lesquelles la chromatine diffuse (fig. 17) se divise en deux (fig. 18) ou plusieurs (fig. 19) masses sphériques. Gr. 425.

Fig. 20. — Deux sacs polliniques voisins d'une anthère atteinte; dans le sac de gauche les grains de pollen sont réduits à leur membrane non différenciée et qui s'est affaissée; dans celui de droite on voit des cellules nourricières *c. n.* et un grain de pollen *p.* à membrane bien différenciée, et à protoplasma réduit. La paroi est réduite à l'assise épidermique *ép*.

Fig. 21. — Coupe transversale d'un pédoncule attaqué (écorce); il s'est formé du liège *l.* (plus externe à gauche qu'à droite) qui isole la zone externe atteinte et desséchée *z. d.* de la région plus interne.

PLANCHE V.

Sinapis arvensis L. attaqué par le *Cystopus candidus* Lév.

- Fig. 1. — Fleur attaquée très hypertrophiée ; s. sépales ; p. pétales ; ét. étamines ; comparer avec les fleurs saines F' de la figure 11. Gr. nat.
- Fig. 2. — Fleur attaquée très hypertrophiée ; un seul sépale s. est hypertrophié, les autres s'. sont au contraire réduits. Gr. nat.
- Fig. 3. — Sépale attaqué vu par sa face interne ; à la base on aperçoit de petites émergences ém. Gr. 2.
- Fig. 4. — Pétale attaqué vu par sa face externe. Gr. 2.
- Fig. 5, 7, 8. — Étamines attaquées dans lesquelles on reconnaît encore les sacs polliniques. Gr. 2.
- Fig. 6. — Étamine attaquée. On ne voit plus trace de sacs polliniques. Gr. 3.
- Fig. 9. — Carpelles c. ouverts et libres, portés par un axe commun t. Gr. 1,5.
- Fig. 10. — Pistil attaqué fortement hypertrophié. Gr. nat.
- Fig. 11. — Sommet d'une inflorescence attaquée ; l'axe t. et la fleur F. sont très hypertrophiés ; les autres fleurs apparaissent à l'état normal (F') ou sont atrophiées (F''). Gr. nat.
- Fig. 12. — Coupe transversale d'une anthère dans laquelle se sont développés de nombreux faisceaux libéro-ligneux accessoires f'. en plus du faisceau normal f. Gr. 12,5.
- Fig. 13. — Coupe transversale d'une anthère dans laquelle on reconnaît encore les massifs de cellules mères c. m. et dans le connectif de laquelle apparaissent des cellules à myrosine c. sp. ; f. faisceau libéro-ligneux normal ; f'. faisceaux accessoires.
- Fig. 14. — Coupe transversale d'une anthère dans laquelle on ne voit plus trace de cellules sexuelles ; p. poils épidermiques. Gr. 40.
- Fig. 15. — Coupe d'un sac pollinique dans lequel les cellules mères c. m. ont avorté et dont la paroi est formée par 4 assises non différenciées. Gr. 225.
- Fig. 16 et 17. — Coupes de sacs polliniques dans lesquels les cellules mères c. m. se sont transformées en cellules de parenchyme. Gr. 150.
- Fig. 18. — Coupe transversale d'un sépale attaqué ; c. sp. cellules à myrosine. Le nombre des assises de parenchyme est beaucoup plus considérable que dans les sépales sains. Gr. 110.
- Fig. 19. — Cellules de parenchyme attaqué. Cellules à myrosine c. sp. à protoplasma granuleux, sans chlorophylle, à très gros noyau ; c. p. est une cellule ordinaire de parenchyme ; elle contient des grains de chlorophylle ch. et son noyau n. est relativement très petit ; m. mycélium du *Cystopus*. Gr. 425.

PLANCHE VI.

Fig. 1 à 11. — *Viola silvestris* Lam. attaqué par le *Puccinia Violæ* Schum.

- Fig. 1. — Calice sain. Gr. 2.
- Fig. 2. — Calice attaqué, hypertrophié ; les taches correspondent à des *æcidiums*. Gr. 2.
- Fig. 3. — Pétale antérieur sain. Gr. 2.
- Fig. 4. — Pétale antérieur attaqué. Gr. 2.
- Fig. 5. — Étamine antérieure saine, vue par sa face interne. Gr. 4.
- Fig. 6. — Étamine antérieure attaquée, vue par sa face externe, à prolongement pr. fort réduit. Gr. 4.

Fig. 7 et 8. — Coupes transversales de sépales sain et attaqué; *ép.e.* épiderme externe, *ép.i.* épiderme interne. Gr. 225.

Fig. 9 et 10. — Cellule du parenchyme des sépales sain (fig. 9) et attaqué (fig. 10); *ch.* grains de chlorophylle; *n.* noyau. Gr. 425.

Fig. 11. — Diagramme d'une fleur doublée par l'action de la Puccinie; *p.* pétales normaux; *p'.* pétales supplémentaires; *é.p.* étamine pétaloïde.

Fig. 12 à 15. — *Anemone nemorosa* L. attaqué par l'*Æcidium leucospermum* D.C.

Fig. 12 et 13. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 12) et attaqué (fig. 13); *ép.e.* épiderme externe; *pal.* assise en palissade. Gr. 225.

Fig. 14. — Cellule du parenchyme chlorophyllien d'un sépale attaqué; *n.* noyau. Gr. 570.

Fig. 15. — Cellule d'un sépale dans laquelle a pénétré un suçoir *s.* du mycélium; *n.* noyau qui s'est divisé. Gr. 570.

Fig. 16 et 17. — *Lychnis dioica* L. attaqué par l'*Ustilago Antherarum* Tul.

Fig. 16. — Coupe transversale pratiquée dans un sac pollinique; *ép.* épiderme; *a.m.* assise mécanique; *c.n.* cellule nourricière qui s'est transformée en cellule de paroi; *sp.* spores de l'*Ustilaginée*; *c.m.* cellules mères en voie de digestion. Gr. 425.

Fig. 17. — Coupe transversale d'un sac pollinique; *c.n.* cellules nourricières qui se sont transformées en cellules mécaniques. Gr. 850.

Fig. 18. — *Knautia arvensis* Coult. attaqué par l'*Ustilago Flosculorum* Tul.

Fig. 18. — Coupe transversale d'un sac pollinique. Les lettres ont la même signification que pour la figure 16, sauf *s.ép.* assise sous-épidermique non différenciée en assise mécanique. Gr. 570.

PLANCHE VII.

Fig. 1 à 12. — *Raphanus Raphanistrum* L. attaqué par le *Cecidomyia Raphanistri* Kieff.

Fig. 1 et 2. — Boutons de fleurs saine (fig. 1) et attaquée (fig. 2). Gr. 2.

Fig. 3 et 4. — Pétales sain (fig. 3) et attaqué (fig. 4). Gr. 1,5.

Fig. 5 et 6. — Étamines saine (fig. 5) et attaquée (fig. 6). Gr. 2,5.

Fig. 7. — Coupe transversale de deux sacs polliniques voisins d'une anthere attaquée; l'un de ces sacs est entouré en grande partie par un massif de cellules *c.r.* à épaississements lignifiés en réseau. Gr. 75.

Fig. 8. — *c.r.* groupe de 4 de ces cellules en réseau dans la paroi commune à deux sacs polliniques. Gr. 150.

Fig. 9 à 12. — Cellules à épaississements en réseau, à des degrés divers de complication. Gr. 300.

Fig. 13 à 18. — *Cerastium vulgatum* L. attaqué par le *Cecidomyia Lotharingæ* Kieff.

Fig. 13 et 14. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 13) et attaqué

(fig. 14); épiderme interne à cuticule beaucoup moins épaisse dans le sépale attaqué. Gr. 300.

Fig. 15 et 16. — Coupes transversales de pétales sains (fig. 15) et attaqué (fig. 16); le pétale attaqué présente des cellules très hypertrophiées. Gr. 300.

Fig. 17. — Portion de sac pollinique d'anthère atteinte; *ép.* épiderme de la paroi; les cellules sous-épidermiques ne sont pas différenciées en cellules mécaniques; *c. m.* cellules mères à noyau hypertrophié. Gr. 570.

Fig. 18. — Grain de pollen dont l'un des noyaux *n.v.* est hypertrophié, l'autre *n. m.* atrophié. Gr. 850.

Fig. 19 à 27. — *Lychnis dioica* L. atteinte par le *Diplosis Steini* Karsch.

Fig. 19 et 20. — Boutons de fleurs mâles sains (fig. 19) et atteints (fig. 20). Gr. nat.

Fig. 21 et 22. — Pétales atteints. Gr. 1,5.

Fig. 23 et 24. — Étamines atteintes, sur lesquelles se sont développés de nombreux poils. Gr. 1,5.

Fig. 25. — Portion de sac pollinique atteinte; *c. m.* cellules mères atrophiées; *c. m'* cellule mère hypertrophiée. Gr. 425.

Fig. 26. — Coupe transversale d'anthère atteinte; en f_1, f_2, f_3 , on observe des faisceaux libéro-ligneux accessoires, bordant les cavités des sacs polliniques; *f.* faisceau normal. Gr. 50.

Fig. 27. — Les faisceaux f_1, f_2 , de la figure précédente, observés à un plus fort grossissement. Gr. 225.

Fig. 28 à 30. — *Tanacetum vulgare* L. atteinte par l'*Hormomyia Tanaceticola* Karsch.

Fig. 28. — Capitule présentant une fleur *f.* atteinte. Gr. nat.

Fig. 29. — Une fleur atteinte portant sur les parois latérales des fleurs atrophiées *f'*. Gr. nat.

Fig. 30. — Coupe transversale d'un sépale atteinte; *ép.e.* épiderme externe formé de très petites cellules; *scl.* sclérenchyme interne; le nombre des assises s'est accru dans de grandes proportions. Gr. 75.

PLANCHE VIII.

Fig. 1 à 8. — Légumineuses atteintes par le *Diplosis Loti* D. C.

Fig. 1 et 2. — Fleurs d'*Onobrychis sativa* Lam. saine (fig. 1) et atteinte (fig. 2). Gr. nat.

Fig. 3. — Fleur de *Lotus corniculatus* L. atteinte. Gr. nat.

Fig. 4 et 5. — Coupe transversale de carènes de *Medicago sativa* L. saine (fig. 4) et atteinte (fig. 5). Gr. 150.

Fig. 6. — Coupe transversale de deux sacs polliniques de *Lotus corniculatus*; la cloison de séparation *cl.* est très hypertrophiée. Gr. 150.

Fig. 7 et 8. — Coupes transversales d'ailes d'*Onobrychis sativa* saine (fig. 7) et atteinte (fig. 8). Gr. 150.

Fig. 9 à 14. — *Daucus Carota* atteinte par l'*Asphondylia Umbellatarum* F. Löw.

Fig. 9. — Diakène dont un carpelle contient une larve et se trouve très renflé. Gr. 4.

Fig. 10. — Coupe transversale du diakène précédent ; *f.* faisceaux normaux ; *c. s.* canaux sécréteurs normaux ; *f'.* faisceaux accessoires ; *c. s'.* canaux sécréteurs accessoires. Gr. 20.

Fig. 11 et 12. — Coupes transversales de la paroi d'un akène sain (fig. 11) et d'un akène attaqué (fig. 12) ; *c. s.*₁ canaux sécréteurs normaux en dehors des faisceaux normaux ; *c. s.*₂ canaux sécréteurs normaux intermédiaires aux faisceaux ; *c. s'.* canaux sécréteurs accessoires ; *v. l.* vaisseaux ligneux dissociés par le parenchyme. Gr. 100.

Fig. 13. — Portion de faisceau libéro-ligneux ; *v. l.* vaisseaux ligneux dissociés par le parenchyme *par.* Gr. 300.

Fig. 14. — Poils de l'épiderme interne d'un akène attaqué. Gr. 250.

Fig. 15 et 16. — *Spiræa Ulmaria* L. attaqué par le *Cecidomyia Engstfeldi* Rübs.

Fig. 15 et 16. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 15) et attaqué (fig. 16) ; *ép. i.* épiderme interne sclérifié dans le sépale attaqué ; *ép. e.* épiderme externe dont une cellule s'est allongée en poil dans le sépale attaqué. Gr. 225.

PLANCHE IX.

Arabis sagittata D.C. attaqué par un *Aphis*.

Fig. 1 et 2. — Inflorescences saine (fig. 1) et attequée (fig. 2). Réduct. de moitié.

Fig. 3. — Fleur saine. Gr. 3.

Fig. 4. — Fleur attequée, à silique bien développée ; les sépales, pétales et étamines restent adhérents. Gr. nat.

Fig. 5 et 6. — Fleur et silique attequées. Gr. 1,5.

Fig. 7 et 8. — Coupes transversales de pétales sain (fig. 7) et attequé (fig. 8), orientés de même manière. Gr. 300.

Fig. 9. — Étamine attequée. Gr. 40.

Fig. 10. — Coupe transversale d'anthère attequée ; *c. m.* cellules mères atrophiées. Gr. 75.

Fig. 11. — Coupe transversale d'un sac pollinique attequé ; *c. m.* cellules mères atrophiées formant une masse homogène dans laquelle on ne reconnaît plus les noyaux. Gr. 225.

Fig. 12. — Base d'un pétale attequé ; *p.* poils qui se développent sous l'action de l'*Aphis*, les uns droits, les autres en T. Gr. 12,5.

Fig. 13 et 14. — Coupes transversales de funicules sain (fig. 13) et attequé (fig. 14). Gr. 150.

Fig. 15 et 16. — Ovules attequés dont les funicules sont longs et sinueux ; l'ovule de la figure 15 est presque orthotrope. Gr. 25.

PLANCHE X.

Figures 1 à 10. — *Sinapis arvensis* L. attequé par l'*Aphis* Sp₂.

Fig. 1 et 2. — Inflorescences saine (fig. 1) et attequée (fig. 2). Réd. de moitié.

Fig. 3. — Fleur virescente dont l'axe est prolongé *t.* ; *r.* rameaux naissant à l'aisselle de feuilles florales. Gr. 2,5.

Fig. 4 et 5. — Étamines attequées. Gr. 12.

Fig. 6 et 7. — Coupes transversales de pétales sain (fig. 6) et attequé (fig. 7) ; *pal.* parenchyme palissadique. Gr. 300.

Fig. 8. — Coupe transversale d'une anthère à sacs polliniques contenant des cellules mères *c. m.* atrophiées. Gr. 50.

Fig. 9. — Coupe transversale dans un sac pollinique dont les cellules mères *c. m.* se sont transformées en cellules parenchymateuses, ainsi que toutes les autres assises plus externes. Gr. 225.

Fig. 10. — Coupe transversale du connectif d'une anthère attaquée; *p. s.* parenchyme secondaire. Gr. 225.

Fig. 11 et 12. — *Capsella Bursa-pastoris* attaqué par un *Aphis*.

Fig. 11 et 12. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 11) et attaqué (fig. 12). Gr. 280.

PLANCHE XI.

Fig. 1 à 7. — *Sinapis arvensis* attaqué par l'*Aphis Sp.*

Fig. 1. — Inflorescence attaquée. Gr. nat. — Comparer avec l'inflorescence saine de la même plante représentée par la figure 1 de la planche précédente.

Fig. 2. — Fleur attaquée; *ét.* étamines atrophiées; *c.* pistil renflé vésiculeux. Gr. nat.

Fig. 3. — *f.* fleur dont les carpelles *c.* sont portés par un pédoncule *t.* allongé; *f.*₁ fleurs secondaires. Gr. nat.

Fig. 4. — *f.* fleur dont les carpelles *c.* sont à demi séparés et libres, et laissent apercevoir entre eux un groupe de fleurs à l'état de boutons. Gr. nat.

Fig. 5. — Coupe transversale d'une anthère atrophiée; *p. s.* parenchyme secondaire de cicatrisation. Gr. 75.

Fig. 6. — Un des sacs polliniques précédents; *p. s.* parenchyme secondaire apparaissant jusque dans la paroi du sac pollinique. Gr. 225.

Fig. 7. — Pétale attaqué; *c.* collenchyme au niveau de la nervure; *p. ch.* parenchyme chlorophyllien lacuneux. Comparer avec la figure 6 de la planche précédente représentant la coupe d'un pétale sain. Gr. 225.

Fig. 8 et 9. — *Silene inflata* Sm. attaqué par l'*Aphis Cucubali* Pass.

Fig. 8 et 9. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 8), et attaqué (fig. 9), *ép. i.* épiderme interne, *end.* endoderme; *col.* collenchyme du conjonctif. Gr. 150.

Fig. 10 à 15. — *Valerianella Auricula* D.C. attaqué par le *Trioza Centranthi* Vall.

Fig. 10 et 11. — Inflorescences saines (fig. 10) et attaquées (fig. 11); *f.* fleurs hypertrophiées. Gr. nat.

Fig. 12. — Fleur à calice très développé; *l.* loges stériles. Gr. 1,5.

Fig. 13. — Fleur hypertrophiée; *s.* calice; *p.* corolle; *st.* styles hypertrophiés et virescents. Gr. 1,5.

Fig. 14 et 15. — Fleurs hypertrophiées; *s.* calice, *p.* corolle, *c.* pistil. Gr. 2.

PLANCHE XII.

Fig. 1 à 15. — *Torilis Anthriscus* Gm. attaqué par l'*Aphis Anthrisci* Kalt.

Fig. 1 et 2. — Inflorescences saine (fig. 1) et attaquée (fig. 2). Réd. de moitié.

- Fig. 3 et 4. — Schémas de fleurs prolifères; f_1 , fleur primitive; f_2, f_3 , fleurs d'ordres 2, 3.
- Fig. 5. — Fleur saine; p , pétales; $ét$, étamines; ov , ovaire; st , stigmate; n , nectaires. Gr. 15.
- Fig. 6. — Pistil attaqué; il s'est simplement un peu allongé; les poils de l'ovaire sont un peu moins développés. Gr. 4.
- Fig. 7. — Pistil attaqué; l'ovaire ov est très allongé et ne présente plus de poils; st , styles virescents. Gr. 2.
- Fig. 8. — 8a. — Pistil attaqué, à carpelles ouverts et libres. Gr. 15.
— 8b. — Pistil attaqué; carpelles c , ouverts et libres; l'axe de la fleur se continue au delà et porte une nouvelle fleur f_2 . Gr. 2.
- Fig. 9 à 11. — Étamines attaquées; les sacs polliniques sont remplacés par 2 lames l_1, l_2 , qui portent des poils p sur leurs bords. Gr. 40.
- Fig. 12. — Coupe longitudinale axiale d'un pistil attaqué analogue à celui qui est représenté par la figure 7; ov_1 , ovule normal; ov_2 , ovule ascendant; les deux atrophiés et portés par des funicules f_1, f_2 , très épaissis. Gr. 12.
- Fig. 13 et 14. — Canaux sécréteurs, intermédiaires aux faisceaux libéro-ligneux, d'un carpelle sain (fig. 13) et d'un carpelle attaqué (fig. 14); $ép. i$, épiderme interne. Gr. 225.
- Fig. 15. — Fleur attaquée prolifère; s , sépales; p , pétales; $ét$, étamines; c , carpelles de la fleur primitive transformés en feuilles vertes; f', f'', f''' , fleurs secondaires portées par des pédoncules p', p'' , naissant à l'aisselle des carpelles; ces dernières fleurs présentent des cycles incomplets. Gr. 12.
- Fig. 16 et 17. — *Capsella Bursa-pastoris* Mœnch attaqué par le *Phytoptus longior* Nal.
- Fig. 16. — Inflorescence attaquée; f , fleurs atrophiées; f' , fleurs virescentes. Gr. nat.
- Fig. 17. — Poil développé sur les organes attaqués. Gr. 110.

PLANCHE XIII.

Fig. 1 à 7. — *Geranium dissectum* L. attaqué par le *Phytoptus Schlechtendali* Nal.

- Fig. 1. — Poil développé sur un pétale attaqué. Gr. 110.
- Fig. 2. — Poil développé sur un sépale attaqué. Gr. 300.
- Fig. 3 et 4. — Coupes transversales de pétales sain (fig. 3) et attaqué (fig. 4); $ép. i$, épiderme interne. Gr. 425.
- Fig. 5 et 6. — Coupes transversales de sépales sain (fig. 5) et attaqué (fig. 6); $ép. i$, épiderme interne; $s. ép.$ assise en dessous de l'épiderme interne, à macles cr , d'oxalate de chaux dans le sépale sain; n, n' , noyaux des cellules épidermiques saines (n) et attaquées (n'). Gr. 450.
- Fig. 7. — Coupe transversale d'un sac pollinique attaqué; $ép$, épiderme à noyaux n , hypertrophiés; pas d'assise mécanique différenciée; p , grains de pollen atrophiés; cr , macle d'oxalate de chaux. Gr. 450.

Fig. 8 à 18. — Bromes attaqués par le *Phytoptus tenuis* Nal.

- Fig. 8. — Inflorescence de *Bromus tectorum* L. attaquée. Gr. nat.
Toutes les autres figures se rapportent au *Bromus secalinus* L.

- Fig. 9, 10 et 11. — Épillets sain (fig. 9), attaqué dans sa partie supérieure (fig. 10), complètement envahi (fig. 11). Gr. 1,5.
- Fig. 12 et 13. — Glumelle supérieure saine (fig. 12) et attequée (fig. 13) à échancrure médiane; pour la figure 12. Gr. 2,5; pour la figure 13. Gr. 4,5.
- Fig. 14. — Étamine transformée; l_1 , l_2 , lames naissant sur le filet et remplaçant les sacs polliniques. Gr. 12.
- Fig. 15 et 16. — Coupes transversales de glumelles inférieures saine (fig. 15) et attequée (fig. 16); *ép.e.* épiderme externe. Gr. 225.
- Fig. 17 et 18. — Épidermes de glumelles inférieures saine (fig. 17) et attequée (fig. 18). Gr. 225.

PLANCHE XIV.

Fig. 1 à 9. — Bromes attequés par le *Phytoptus tenuis* Nal.

- Fig. 1. — *Bromus erectus* L.; glumelle inférieure présentant sur sa face interne de nombreuses émergences *ém.* ramifiées. Gr. 25.
- Toutes les autres figures se rapportent au *Bromus secalinus*.
- Fig. 2. — Coupe transversale d'une anthère complètement transformée en deux paires de lames l_1 , l_2 . Gr. 75.
- Fig. 3. — Épiderme d'une de ces lames à cellules et noyaux très hypertrophiés. Gr. 570.
- Fig. 4. — Coupe transversale d'un sac pollinique à cellules mères *c.m.* atrophiées; *ép.* épiderme; *a.m.* assise mécanique dépourvue d'ornements fibreux; *c.n.* cellules nourricières allongées radialement. Gr. 420.
- Fig. 5. — Coupe transversale d'une anthère; *c.m.* cellules mères atrophiées; *f.* faisceaux libéro-ligneux remplaçant les cellules mères dans trois sacs polliniques; *l.* lame s'insérant plus bas. Gr. 100.
- Fig. 6. — Pistil transformé; *ov.* ovaire ouvert suivant une boutonnière *b.* Gr. 50.
- Fig. 7. — Coupe longitudinale de la paroi de l'ovaire; *ép.* épiderme à cellules hypertrophiées. Gr. 420.
- Fig. 8. — Pistil transformé, ouvert; *ov.* ovule. Gr. 100.
- Fig. 9. — Portion de stigmate attequé, à courtes ramifications. Gr. 150.

Fig. 10 à 13. — *Stachys Betonica* Benth. attequé par le *Phytoptus solidus* Nal.

- Fig. 10. — Poil ramifié d'un sépale attequé. Gr. 85.
- Fig. 11. — Pistil attequé; *p.* poils terminant un style. Gr. 30.
- Fig. 12. — Coupe transversale d'un sac embryonnaire attequé; *p.* poil nucellaire coupé longitudinalement; *p'.* poils coupés transversalement. Gr. 300.
- Fig. 13. — Coupe transversale pratiquée plus bas, dans le même sac embryonnaire; *n.* noyaux de l'albumen; *pr.* protoplasma pariétal, avec son noyau, d'un poil nucellaire. Gr. 570.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Morphologie et embryogénie des Médusaires.

GÉOLOGIE. — Sédimentation dans les Océans.

Vu et approuvé. Paris, le 26 avril 1893.

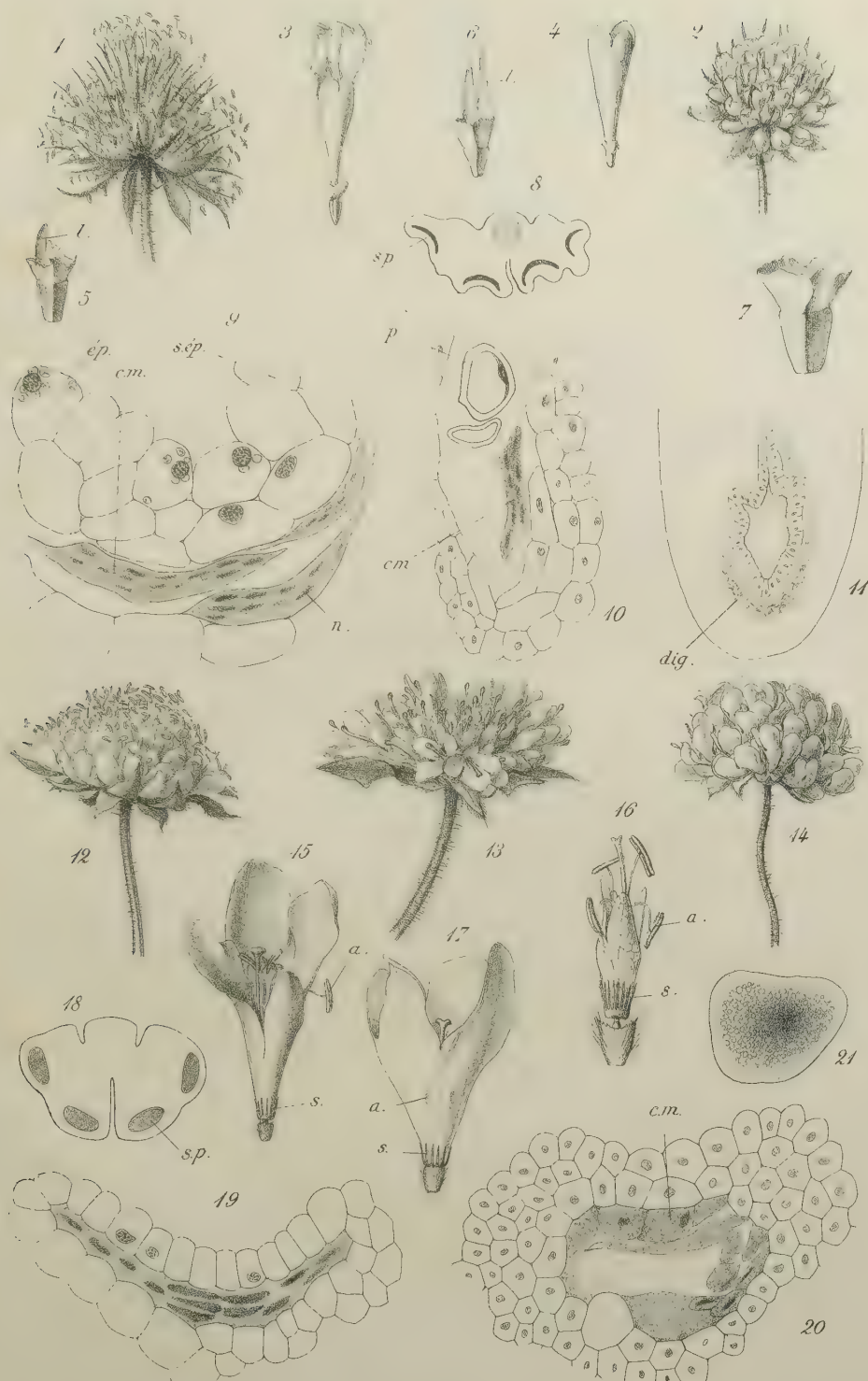
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer. Paris, le 26 avril 1893.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

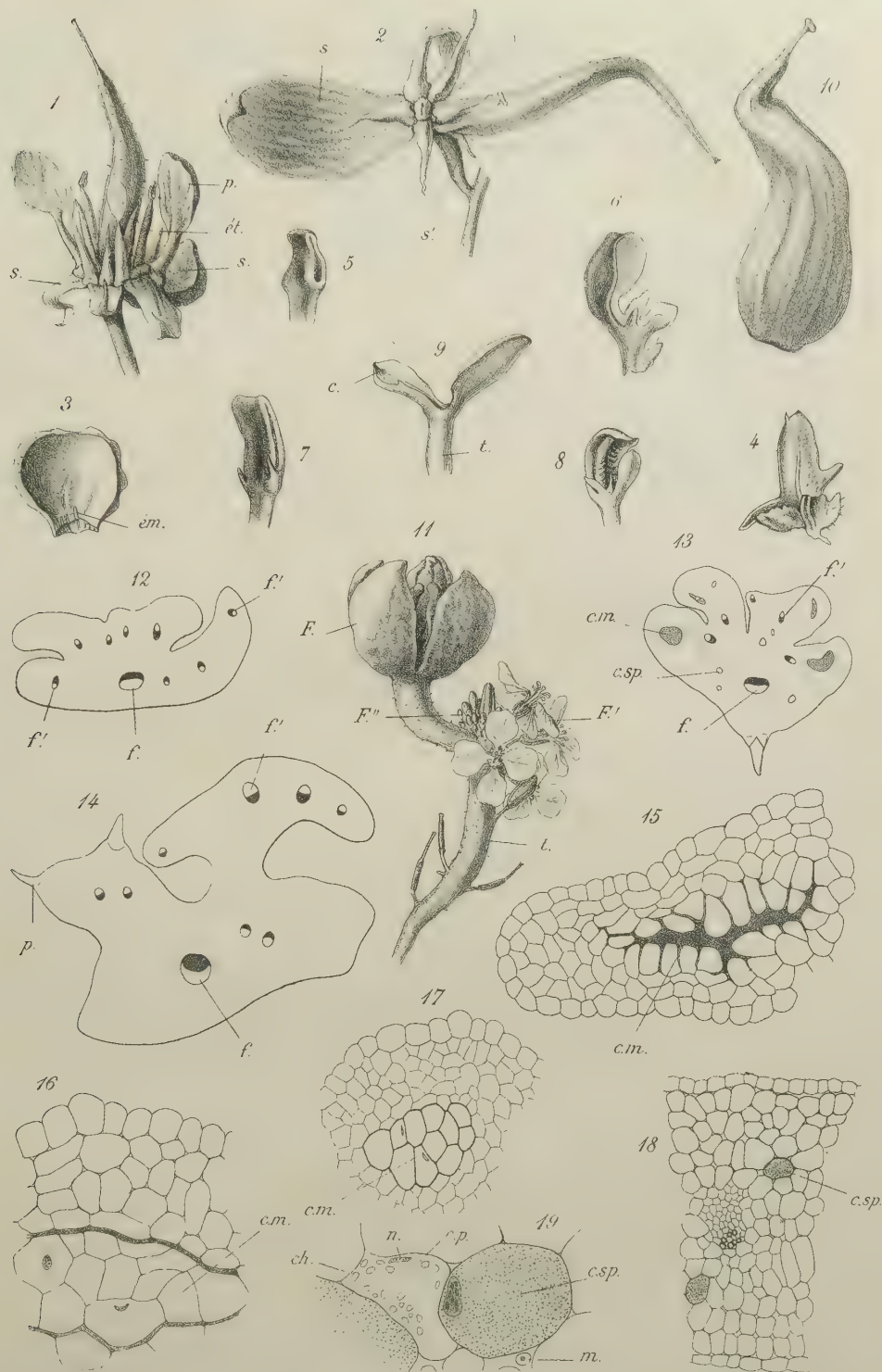


Milloy del. et sc.

G. Masson Editeur.

Imp^{ies} Lemercier, Paris.

Dipsacus pilosus L. et *Knautia arvensis* Coult.
attaqués par le *Peronospora violacea* Berk.

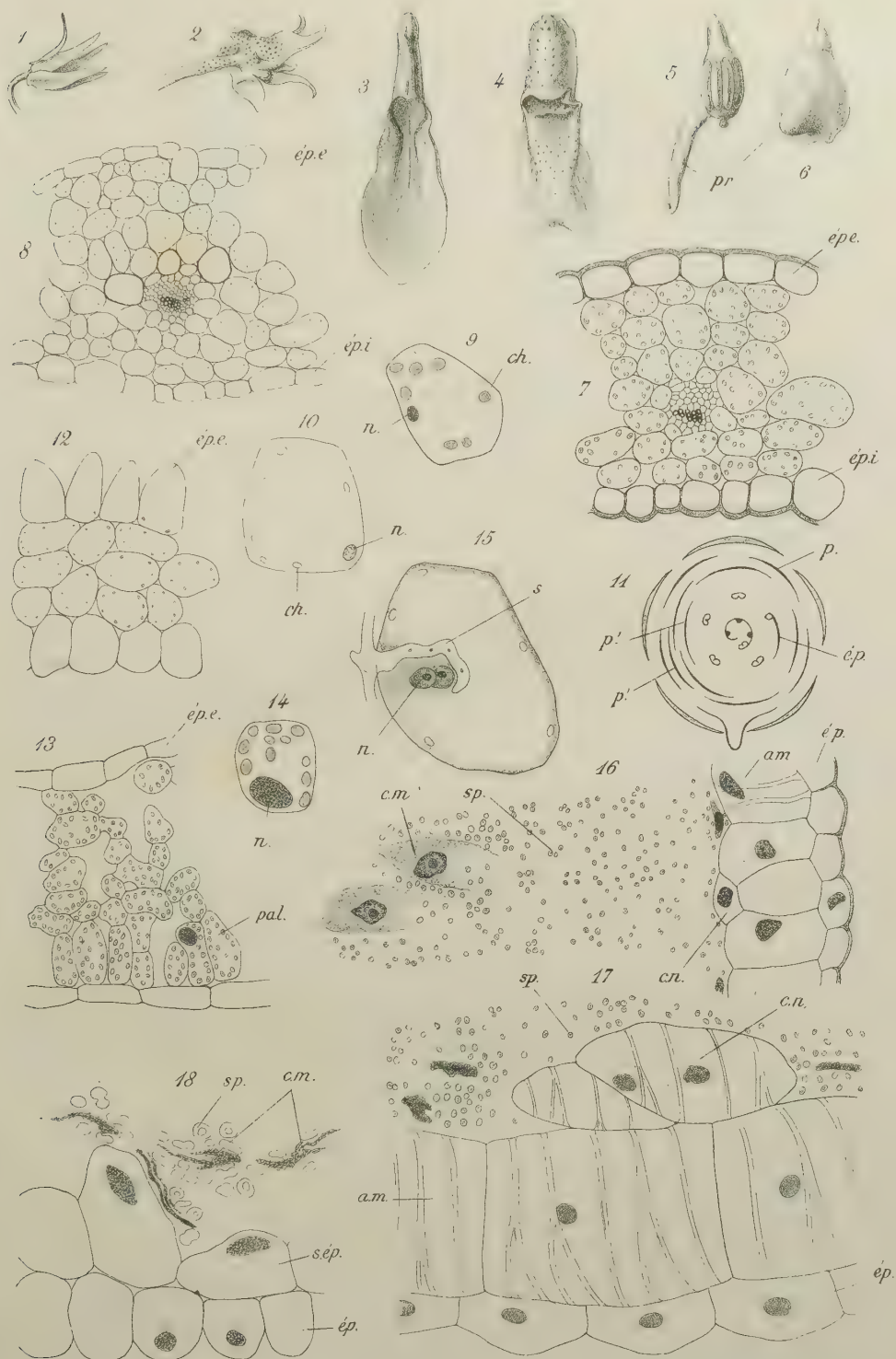


Millot del. et sc.

G. Masson, Editeur.

Imp¹⁶⁸⁷ Lemercier, Paris.

Sinapis arvensis L.
attaqué par le *Cystopus candidus* Lév.

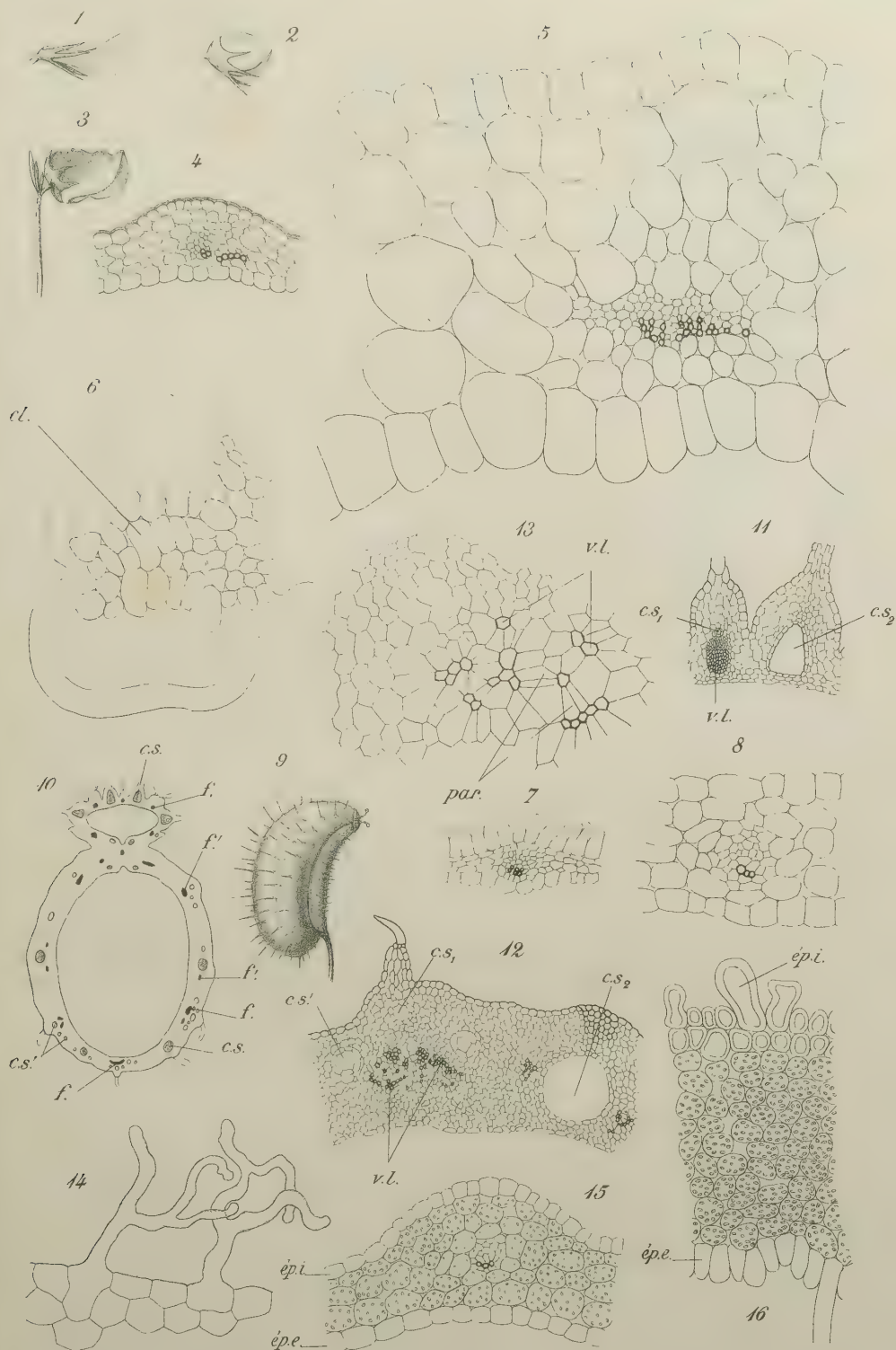


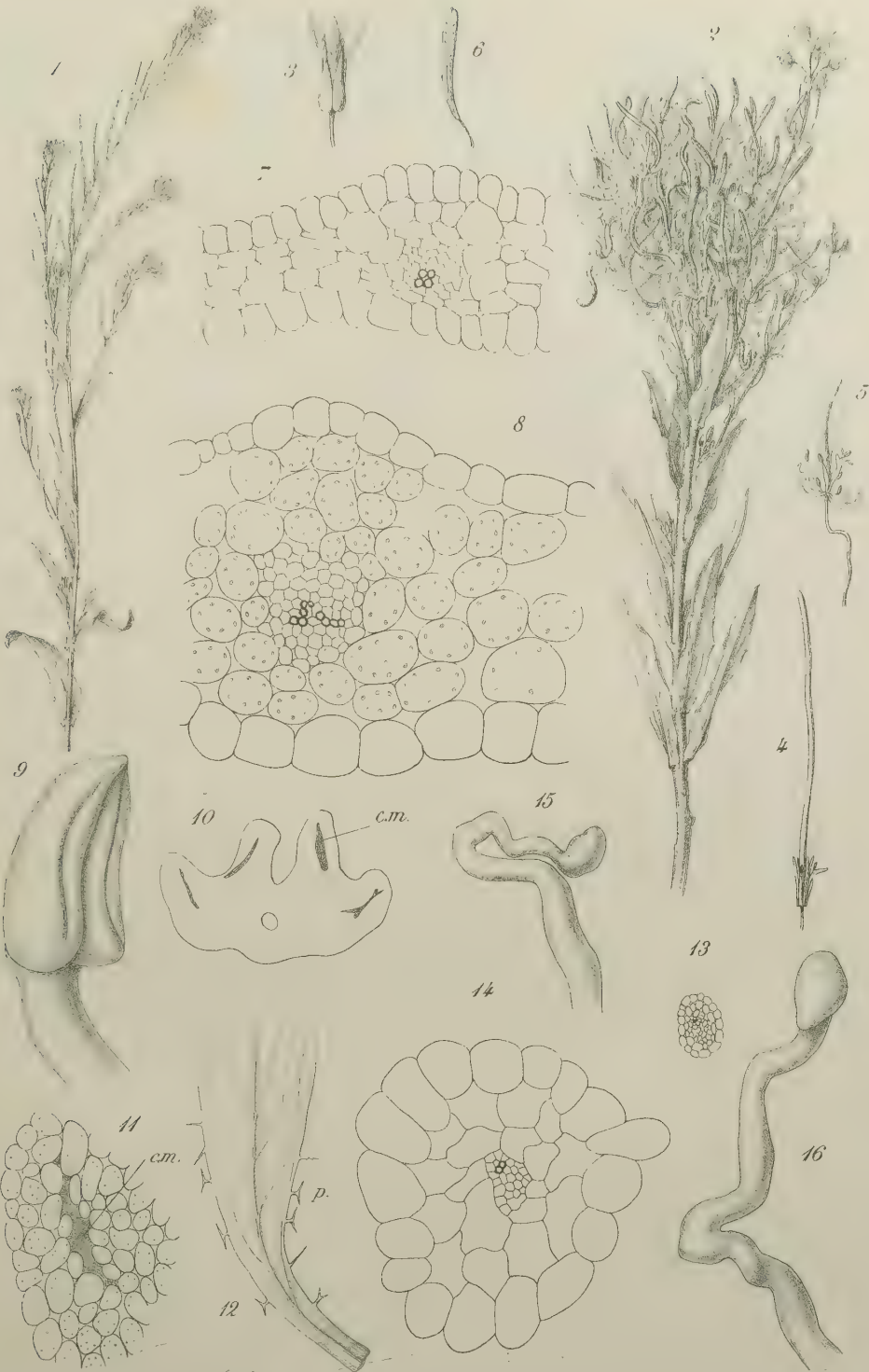
Millot del. et sc.

G. Masson, Editeur.

Imp^{tes} Lemercier, Paris.

Mycocécidies florales
(Uredinées, Ustilaginées)



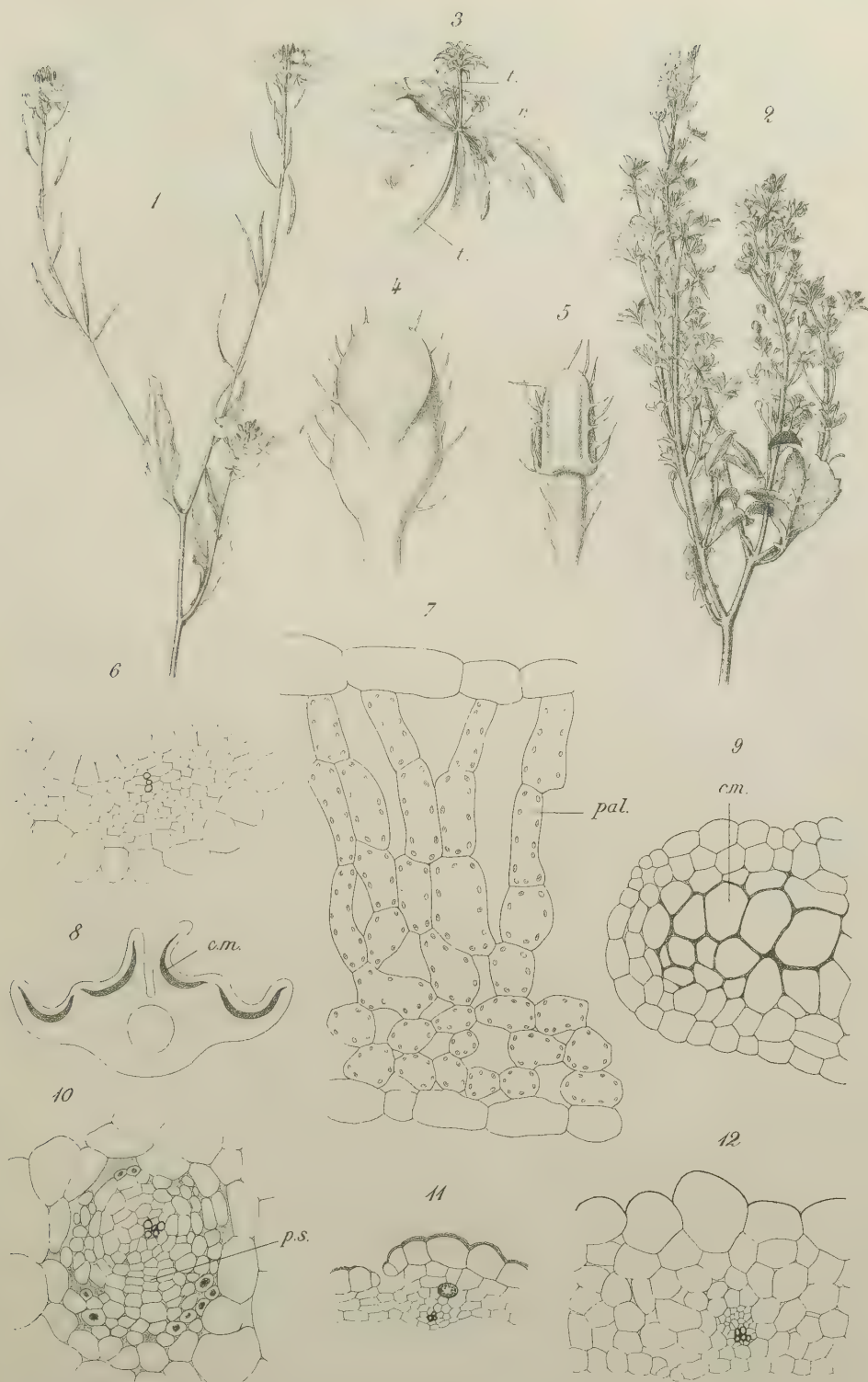


Millot del. et sc.

G. Meason Editeur.

Imp^{tes} Lormancier, Paris.

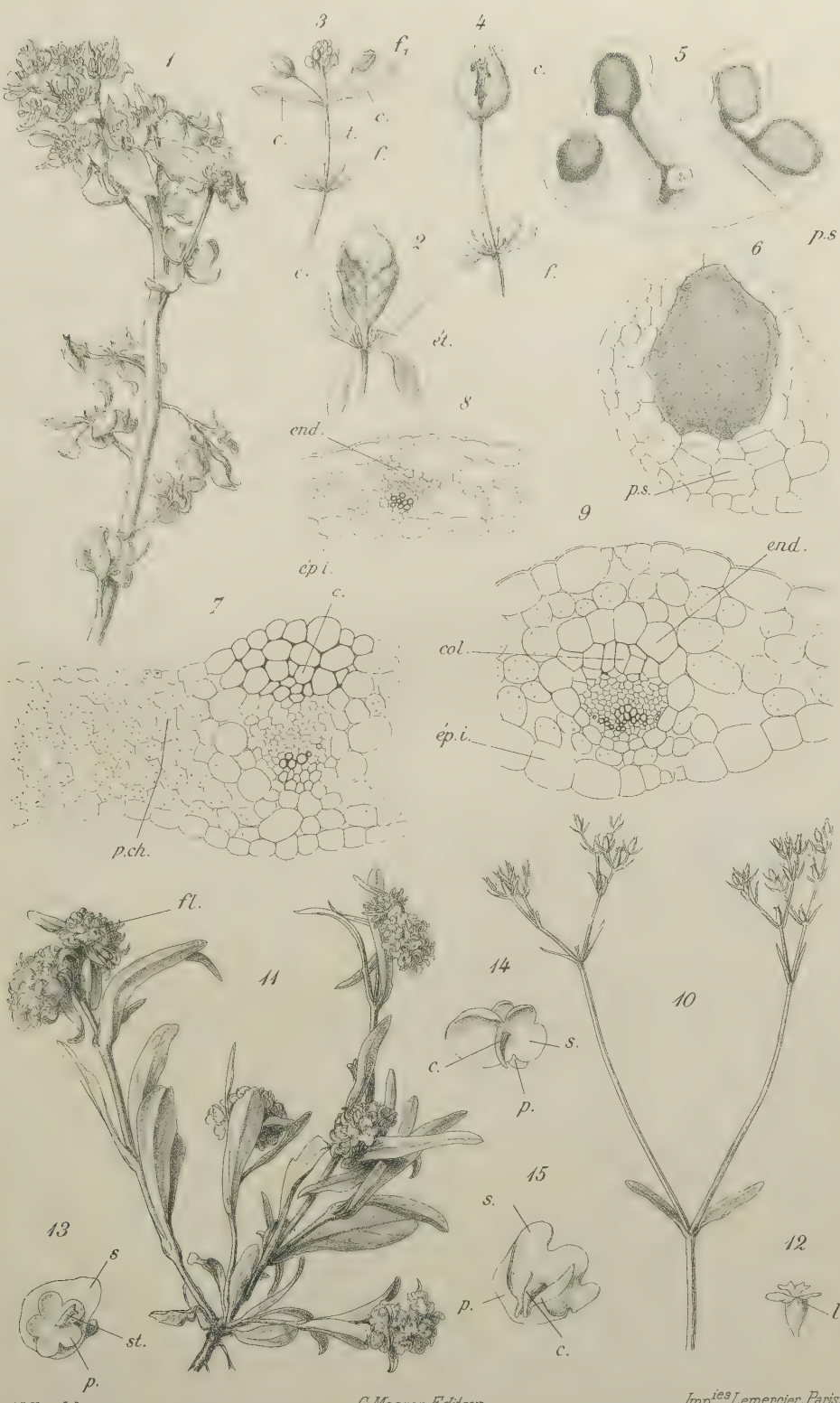
Arabis sagittata D.C. attaquée par un *Aphis*.



Millot del et sc.

G. Masson Editeur.

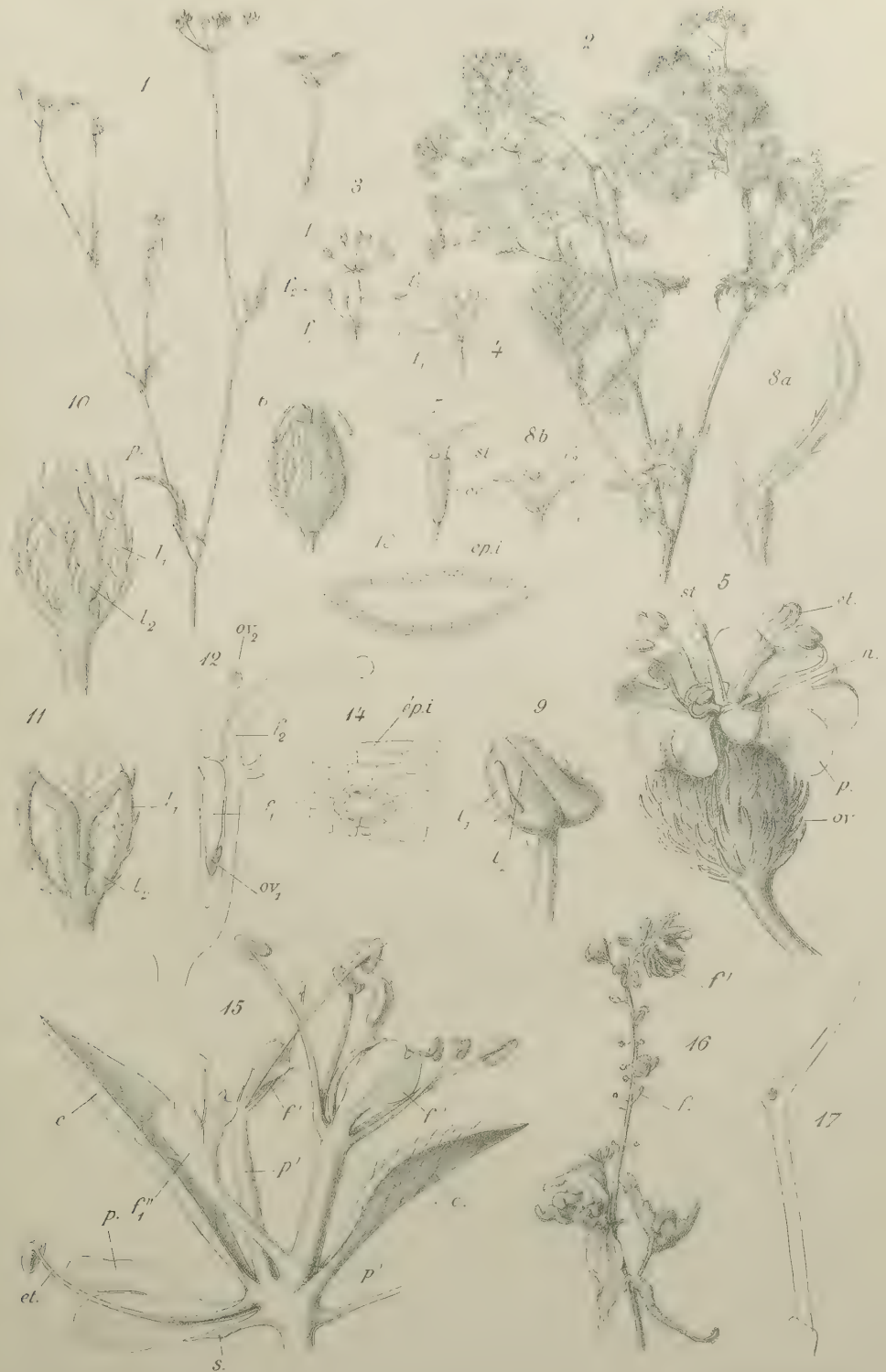
Imp^{tes} Lemerrier, Paris.



Millot del. et sc.

G. Masson Editeur.

Imp^{ie} Lemerrier, Paris.



Millot del. et sc.

G. Masson, Editeur

Imp^{re} Lemerrien, Paris

4

5

épi.

s.ép.

3

épi.

épi.

cr

n'

2

6

épi.

n

ép.

p.

cr

17

18

16

épe

15

14

l_1

l_2

8

9

10

11

12

13



